SHOUT
SHARE
IT

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Nr. 272–280

Schriftleiter:

Gert Bloos

SMITHSONIAN
APR 19 2001
LIBRARIES

Stuttgart

1999

ISSN 0341-0153

Die Arbeiten Nr. 272 – 280 umfassen 587 Druckseiten und enthalten 54 Tafeln, 150 Abbildungen und 79 Tabellen.

ISSN 0341–0153

Schriftleitung:
Dr. Gert Bloos, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Museum am Löwentor),
Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Bestellung und Verkauf (auch von Einzelheften):
Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Gesamtherstellung:
Gulde-Druck GmbH, Hechinger Str. 264, D-72072 Tübingen

Inhalt

Nr. 272 – 280

272 Schweigert, G. & Dietl G.: Zur Erhaltung und Einbettung von Ammoniten im Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Südwestdeutschland). [Preservation of Ammonites in the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Jurassic, SW Germany).] 31 S., 9 Taf., 1 Abb.; 1999.

273 Schweigert, G.: Erhaltung und Einbettung von Belemniten im Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Schwäbische Alb).[Preservation and Embedding of Belemnites in the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Beckeri Zone, Swabian Alb).] 35 S., 9 Taf., 4 Abb; 1999.

274 Schweigert, G. & Dietl, G.: Neubeschreibung von „*Eryon longipes* O. Fraas“ (Crustacea, Decapoda, Eryonidea) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberkimmeridgium, Schwäbische Alb). [Re-description of „*Eryon longipes* O. Fraas“ (Crustacea, Decapoda, Eryonidea) from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Swabian Alb).] 19 S., 5 Taf., 1 Abb.; 1999.

275 Ansorge, J.: *Heterophlebia buckmani* (Brodie 1845) (Odonata: „Anisozygoptera“) – das erste Insekt aus dem untertoarcischen Posidonienschiefer von Holzmaden (Württemberg, SW Deutschland). [*Heterophlebia buckmani* (Brodie 1845) (Odonata: „Anisozygoptera“) – the first insect from the Lower Toarcian Posidonia Shale of Holzmaden (Württemberg, SW Germany).] 9 S., 7 Abb.; 1999.

276 Sach, V. J.: Litho- und biostratigraphische Untersuchungen in der Oberen Süßwassermolasse des Landkreises Biberach a. d. Riß (Oberschwaben). [Litho- and biostratigraphical investigations in the Upper Freshwater Molasse of the district Biberach a. d. Riss (Upper Swabia).] 167 S., 15 Taf., 41 Abb., 45 Tab.; 1999.

277 Weinstock, J.: The Upper Pleistocene mammalian fauna from the Große Grotte near Blaubeuren (southwestern Germany). 49 pp., 13 figs., 32 tabs.; 1999.

278 Schoch, R. R.: Comparative osteology of *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger, 1828) from the Middle Triassic (Lettenkeuper: Longobardian) of Germany (Baden-Württemberg, Bayern, Thüringen). 175 pp., 4 pls., 54 figs.; 1999.

279 Bantel, G., Schweigert, G., Nose, M. & Schulz, H.-M.: Mikrofazies, Mikro- und Nannofossilien aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberkimmerdidgium, Schwäbische Alb). [Microfacies, Micro- and Nannofossils from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Swabian Alb).] 55 S., 12 Taf., 5 Abb., 2 Tab.; 1999.

280 Gower, D. J.: The cranial and mandibular osteology of a new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. 49 pp., 24 figs.; 1999.

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 272	31 S., 9 Taf., 1 Abb.	Stuttgart, 30. 4. 1999

QE
1
S937
NH

SMITHSONIAN
NOV 10 1999
LIBRARIES

Zur Erhaltung und Einbettung von Ammoniten im Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Südwestdeutschland)

Preservation of Ammonites in the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Jurassic, SW Germany)

Von Günter Schweigert und Gerd Dietl, Stuttgart

Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung

Abstract

Several cases of exceptional preservation of ammonites are reported from the Late Jurassic Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Beckeri Zone). They include findings of aptychi and upper jaws in situ, as well as stomach/crop contents in different ammonite taxa.

Zusammenfassung

Einige Besonderheiten der Erhaltung von Ammoniten im Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone) werden dargestellt. Es sind dies in erster Linie Funde von Aptychen und Oberkiefern in situ sowie Funde von Kropf-/Mageninhalten bei verschiedenen Taxa.

1. Einleitung

Der Nusplinger Plattenkalk ist nach derzeitiger Kenntnis das einzige fossilführende Plattenkalk-Vorkommen im gesamten Schwäbischen Jura. Es befindet sich im Gebiet des „Großen Heuberg" auf der Albhochfläche zwischen den Gemeinden Egesheim und Nusplingen (GK 25, Blatt 7819 Meßstetten; vgl. Dietl, Schweigert et al. 1998). Seit 1993 gräbt das Staatliche Museum für Naturkunde systematisch nach Fossilien in diesem Plattenkalk. Über den Verlauf dieser neuen Grabungen und erste Auswertungsergebnisse wurde von Dietl et al. (1995, 1996, 1997, 1998) fort-

---

Gedruckt mit Mitteln der Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums in Stuttgart e.V.

laufend berichtet. Eine Bibliographie der weitverstreuten Literatur über den Nusplinger Plattenkalk wurde von SCHWEIGERT (1997b) zusammengestellt.

Ammonitenreste stellen mit Abstand die häufigsten Invertebraten-Fossilien des Nusplinger Plattenkalks dar und finden sich praktisch in allen Plattenkalkschichten der Grabungsprofile und auch in den Profilen der bisher nur stichprobenartig untersuchten weiteren Teilprofile der Westerberg-Wanne und der Großer Kirchbühl-Wanne. Sie gestatten eine biostratigraphische Einstufung des Nusplinger Plattenkalks in die höhere Beckeri-Zone (mittlere Ulmense-Subzone) des Ober-Kimmeridgiums (SCHWEIGERT 1998; SCHWEIGERT & ZEISS 1999). Die Vielzahl der bei den Grabungen des Stuttgarter Naturkundemuseums geborgenen Ammonitenfunde ermöglicht es darüber hinaus, eine Übersicht über verschiedene Erhaltungs- und Einbettungsphänomene vorzulegen, worunter sich auch Besonderheiten, wie beispielsweise Funde mit Mageninhalten und Funde mit Kieferelementen in situ befinden. Nusplinger Ammoniten waren bereits früher Gegenstand von weitergehenden Untersuchungen zur Diagenese flachgedrückter Ammonitengehäuse (SEILACHER et al. 1976). Darüber hinaus wurden Studien an verschiedenen Aptychen vorgenommen (TRAUTH 1937, 1938; SCHINDEWOLF 1958).

Wir geben hier lediglich eine vorläufige Zusammenfassung der Grabungsbefunde auf der Grundlage des bislang präparierten Nusplinger Ammonitenmaterials. Eine ausführliche Darstellung und Interpretation spezieller Fundstücke, besonders hinsichtlich der kontrovers diskutierten Funktion der Aptychen (vgl. SCHINDEWOLF 1958; MORTON 1981; LEHMANN & KULICKI 1990), ist an dieser Stelle nicht geplant, da dies schon von anderer Seite in Angriff genommen wurde.

Abkürzungen im Text:

SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
GPIT	Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Tübingen
v. o.	von oben

Dank

Besonderer Dank gilt unserem Grabungs- und Präparationsteam, namentlich den beiden Präparatoren M. Kapitzke und M. Rieter (beide SMNS) für ihren weit überdurchschnittlichen persönlichen Einsatz, der wesentlich zum Erfolg der Nusplinger Plattenkalkgrabung beitrug und weiterhin beiträgt. Herrn Dr. A. Liebau (GPIT) danken wir für die Möglichkeit zum Vergleich und zur Ausleihe von Sammlungsmaterial aus früheren Grabungen. Frau R. Harling (SMNS) fertigte in gewohnter Qualität die Mehrzahl der Fotos an. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützte die Grabungen im Nusplinger Plattenkalk und deren Auswertung (Projekt DI 680/1), wofür wir unseren verbindlichsten Dank aussprechen möchten.

2. Einbettung und Diagenese der Ammonitengehäuse im Nusplinger Plattenkalk

Die Einbettung und Diagenese von Ammonitenschalen im Nusplinger Plattenkalk unterscheidet sich praktisch nicht von derjenigen in den Plattenkalk-Vorkommen der Südlichen Frankenalb (vgl. SEILACHER et al. 1976). Die weitaus überwiegende Anzahl aller Ammoniten im Nusplinger Plattenkalk sind auf der Seite liegend eingebettet. Schräg eingebettete und dadurch bei der Diagenese verzerrte Ammoniten fehlen im Nusplinger Plattenkalk nahezu völlig, was ihre Bestimmung und den Vergleich mit weniger stark verdrücktem Material aus zeitgleichen Ablagerungen sehr erleichtert (Schweigert 1998). Eine senkrechte Einbettung kommt fast nur bei Arten mit breiter Ventralseite vor, besonders bei Aspidoceraten (*Aspidoceras* und *Physodoceras*, Taf. 3, Fig. 1–2, Taf. 5, Fig. 1), in deren Wohnkammern dann oft noch der zugehörige Laevaptychus liegt (vgl. Quenstedt 1888; Schindewolf 1965). Ganz vereinzelt fanden sich immerhin auch Exemplare von *Metahaploceras*, die senkrecht eingebettet waren (Taf. 8, Fig. 2). Sie scheinen auf die Schicht D (siehe Profil in Dietl, Schweigert et al. 1998, Abb. 10) beschränkt zu sein und deuten auf eine weichere Konsistenz des Substrats gegenüber älteren Plattenkalkschichten, die ein gewisses Einsinken erlaubte. Aufsetzmarken von Ammonitengehäusen, wie sie erstmals von Rothpletz (1909) aus dem Solnhofener Plattenkalk beschrieben wurden, konnten im Nusplinger Plattenkalk bisher nicht nachgewiesen werden. Dies läßt wohl auf eine etwas abweichende Konsistenz des Kalkschlamms am Meeresboden schließen. Abgesehen von Exemplaren, die in stark bioturbaten oder turbiditischen Bänken eingelagert sind (Schweigert 1998, Abb. 3), sind die Ammoniten extrem stark kompaktiert, insbesondere der unverfüllte Phragmokonanteil der Gehäuse. In die Wohnkammern ist mitunter etwas Sediment eingedrungen, weswegen diese weniger stark verdrückt sind, und wodurch dann die Grenze zwischen Phragmokon und Wohnkammer deutlich wird. Die aragonitische Schale wurde frühdiagenetisch aufgelöst, ebenso die Septen des Phragmokons. Lediglich in einem einzigen Fall wurden makroskopisch sichtbare aragonitische Schalenreste durch besondere geochemische Bedingungen stabilisiert (s. S. 8). Als besonders stabil erwies sich hingegen der phosphatische Siphonalapparat. Er ist stets vorhanden, wobei oft einzelne Teilstücke entlang der Grenzen der einstigen Kammerscheidewände abgerissen sind. Mit Hilfe von UV-Licht ist es möglich, den phosphatischen Sipho auch bei wenig kontrastreichen Stücken aufgrund seiner Fluoreszenz sichtbar zu machen. Noch vor der endgültigen Kompaktion muß nach der Auflösung der Aragonitschale ein Resthohlraumvolumen vorhanden gewesen sein, denn die Teilstücke des Siphos sind oftmals verlagert und können dann sogar in die Wohnkammer hinein verdriftet sein. Bei der im Nusplinger Plattenkalk sehr seltenen Gattung *Streblites* (Schweigert 1998, Taf. 3, Fig. 2 u. Taf. 6, Fig. 1) und bei manchen Exemplaren der Gattung *Ochetoceras* konnten unter UV-Licht noch deutliche Reste der Periostracum-Schicht nachgewiesen werden. Offensichtlich unterschied sich der Schalenbau in diesen Gattungen von dem der restlichen Gruppen. Schwach opalisierende Schalenreste kommen gelegentlich auch bei der Gattung *Physodoceras* vor, sind jedoch nur bei der Betrachtung unter dem Binokular als solche zu erkennen. Diese Schalenerhaltung beschränkt sich auf die bituminöse Plattenkalkschicht F im Nusplinger Steinbruch.

In den tieferen Plattenkalkschichten des Egesheimer Steinbruchs (Pk 6) und am Großen Kirchbühl (Dietl, Schweigert et al. 1998, Abb. 1) bildeten sich im Bereich von Ammonitengehäusen manchmal Kieselknollen im Sediment. Hier führte offensichtlich ein spezielles Mikromilieu zur Abscheidung der Kieselsäure, das im umgebenden Sediment sonst nicht gegeben war.

Bemerkung. – Bei den wenigen Nautiliden-Funden aus dem Nusplinger Plattenkalk konnten keinerlei Reste der zugehörigen Siphonalstränge mehr nachgewiesen werden, während die Diagenese des Gehäuses ansonsten völlig analog zu derjenigen bei Ammoniten ablief (vgl. Dietl & Schweigert 1999).

3. Fraßspuren an Ammonitengehäusen

Insbesondere größere Ammonitengehäuse, wie diejenigen der makroconchen Lithacoceraten, sind häufig nicht vollständig erhalten, sondern weisen ausgebrochene Löcher in der Wohnkammer auf, bei denen es sich um Bißverletzungen handeln dürfte (Taf. 1, Fig. 1). Diese Bißspuren, die vorzugsweise im hinteren Wohnkammerdrittel auftreten, finden sich allerdings keineswegs nur bei Ammoniten aus dem Nusplinger Plattenkalk, sondern sind auch in anderen Weißjura-Schichten weit verbreitet (z.B. Roll 1935; Hölder 1955; Schweigert 1997a; Schweigert & Zeiss 1999). Gelegentlich sind die Wohnkammern sogar komplett vom Phragmokon abgekniffen worden, so daß von der Wohnkammer nur deren Anwachsnaht auf dem vorletzten Umgang übrig blieb (Taf. 1, Fig. 2). Eindrücke von Zähnen (vgl. Westermann *in*: Landman et al. 1996: 677), die auf einen konkreten Erzeuger der Schalenverletzungen schließen lassen würden, liegen bisher nicht vor. Vermutlich kommen daher eher Freßfeinde ohne spitze Zähne in Frage. Die abgekniffenen Wohnkammern oder Teile davon kann man ebenso wie kleine Schalenbruchstücke auch ganz isoliert oder als eng begrenzte Anreicherungen im Nusplinger Plattenkalk finden (vgl. Mehl 1978b). Aus diesem Befund ist zu schließen, daß die Ammonitentiere innerhalb der Nusplinger Plattenkalkwannen selbst oder zumindest an deren Rändern gelebt haben müssen und dort von den entsprechenden Räubern erbeutet wurden. Dafür spricht auch, daß man in denselben Schichten sowohl juvenile Stadien als auch adulte Exemplare von Ammoniten nebeneinander findet.

4. Aptychen aus dem Nusplinger Plattenkalk

Zu den häufigsten Fossilien des Nusplinger Plattenkalks gehören isolierte Aptychen. Sie liegen fast immer mit der gewölbten Seite nach unten und belegen damit Stillwasserverhältnisse am Meeresboden. Am häufigsten sind Lamellaptychen (Taf. 8, Fig. 2) und Laevaptychen. Deutlich seltener sind isolierte Praestriaptychen (Taf. 2, Fig. 5–6). Letztere findet man am ehesten noch in den Wohnkammern der Perisphinctiden (Abb. 1). In den tieferen Plattenkalkschichten des Egesheimer Steinbruchs sind Praestriaptychen ausgesprochen selten; auch die Ammonitenerhaltung ist dort meistens deutlich schlechter. Ein einzelner, hochrechteckiger Aptychus (Taf. 2, Fig. 4) von dort konnte allerdings bisher nicht taxonomisch zugeordnet werden. Da weder bei der hochmündigen Gattung *Ochetoceras* noch bei *Streblites* bisher jemals in-situ-Funde von Aptychen bekannt geworden sind, ist nicht auszuschließen, daß der Aptychus zu einer dieser beiden Ammonitengattungen gehört. Nicht völlig auszuschließen wäre auch eine Zugehörigkeit zur Ammonitengattung *Aulacostephanus*, die zwar bisher im Nusplinger Plattenkalk nicht nachgewiesen werden konnte, zu dieser Zeit jedoch als große Seltenheit in Südwestdeutschland noch vorhanden war (Schweigert & Scherzinger 1997). Auch von dieser Gattung sind bisher keine Aptychenfunde bekannt, die einen Vergleich ermöglichen würden.

Eine ganze Reihe von Exemplaren der mikroconchen Ammonitengattung *Sutneria*, die an ihrer spießförmigen Mündungsapophyse leicht erkannt werden können, besaßen noch ihren Aptychus in der Wohnkammer oder unmittelbar davor. Bei diesen Aptychen handelt es sich eindeutig um Laevaptychen und nicht, wie von Trauth (1936) behauptet worden war, um Laevilamellaptychen. Bedingt durch ihre geringe Größe tritt die charakteristische Porung nur an den dickeren Rändern dieser Aptychen etwas auffälliger in Erscheinung. Der Besitz eines Laevaptychus beweist die Zugehörigkeit der Gattung *Sutneria* zur Familie Aspidoceratidae (SCHWEIGERT 1997c; SCHWEIGERT 1998). Eine Zusammenstellung der nachgewiesenen in-situ-Funde von Ammoniten mit dem zugehörigen Aptychus im Nusplinger Plattenkalk wurde bereits in SCHWEIGERT (1998, Tab. 1) publiziert.

Bei einem einzigen noch in der Wohnkammer eines senkrecht eingebetteten *Physodoceras* liegenden Laevaptychen-Paars (Taf. 3, Fig. 1) ist deren Konkavseite (ohne Abb.) noch partiell mit einer äußerst dünnen, kohligen Schicht bedeckt. Daraus kann wohl geschlossen werden, daß die Konkavseite dieses Aptychen zu Lebzeiten des Ammonitentiers noch von einer organischen Schicht, möglicherweise aus Chitin, überzogen war. Dies könnte auch der Grund dafür sein, weswegen man auf der Konkavseite keine Abnutzungserscheinungen findet, die bei der vermuteten Kieferfunktion eigentlich zu erwarten wären. Diese organische Schicht ist jedoch nicht mit einem Anaptychus vergleichbar; Anaptychen wurden trotz günstiger Erhaltungsbedingeungen weder isoliert noch in situ gefunden. Auf der Konvexseite wird der Laevaptychus ebenfalls noch von einer dünnen Lage bedeckt, die konzentrische Anwachsstreifen aufweist (Taf. 5, Fig. 3). Auf der Konkavseite des Laevaptychen liegen an einer Stelle in dichterer Konzentration *Saccocoma*-Armglieder (Taf. 5, Fig. 4), die möglicherweise Reste der letzten Nahrung dieses Individuums sind. Biostratinomisch betrachtet liegen die Saccocomen-Reste auf dem in „Normal-Stellung" (sensu SCHINDEWOLF 1965) befindlichen Laevaptychus und stützen so eine Unterkieferdeutung der Aptychen.

Bei isolierten Aptychen sind sehr oft noch beide Valven im Zusammenhang. Neben diesen vollständigen Aptychen finden sich nicht selten auch solche, die zerbissen sind (Taf. 9, Fig. 1–2). Zerbissene oder angebissene Laevaptychen (DIETL et al. 1997, Taf. 1, Fig. 2) und größere zerbissene Lamellaptychen liegen dabei meistens isoliert im Sediment, während sehr kleine Lamellaptychen oft in großer Zahl fleckenartig angereichert sind (Taf. 9, Fig. 1). Bei letzteren dürfte es sich um Speiballen handeln, als deren Erzeuger wohl größere Ammoniten der Gattung *Neochetoceras* oder andere Oppeliiden in Frage kommen (s.u.).

5. Ammoniten-Oberkiefer aus dem Nusplinger Plattenkalk

Kieferelemente von Ammoniten oder als solche gedeutete Objekte wurden von RIEGRAF & SCHMITT-RIEGRAF (1995: 21ff.) zusammengestellt und diskutiert. Unzweifelhafte Ammonitenkiefer treten gelegentlich, in manchen Schichtabschnitten sogar gehäuft, im Nusplinger Plattenkalk auf. Schon O. FRAAS (1855: 89) erkannte in flügelartigen Gebilden, die isoliert nicht allzu selten in manchen Lagen des Nusplinger Plattenkalk zu finden sind, Kieferelemente von Cephalopoden, doch kommen bis heute zuweilen auch Fehldeutungen als samenartige Pflanzenreste vor (z.B. FRICKHINGER 1994, Abb. 596). Am häufigsten sind diese in den bituminösen oberen Plattenkalk-Schichten. Manchmal treten sie zusammen mit Pflanzenhäcksel auf und sind in dieser Fazies dann sogar wesentlich häufiger als Aptychen oder Ammonitengehäuse. Die Anreicherungen von Cepalopodenkiefern zusammen mit den Pflanzenresten beruht offenbar auf ähnlichen Transporteigenschaften dieser leicht schwebfähigen Partikel. Während die Kieferelemente hier kohlig erhalten sind

(Taf. 4, Fig. 2), ist ihre Substanz in den weniger bituminösen Plattenkalk-Schichten meistens weggelöst, so daß sie in den tieferen Plattenkalkschichten kaum noch zu entdecken sind. Zuweilen sind die Kiefer trotz der Kompaktion des Plattenkalks noch ausgesprochen dreidimensional erhalten. In der Umrißform kann man breitere und schlankere Formen unterscheiden (Taf. 2, Fig. 2–3; Taf. 4, Fig. 2–3; Taf. 5, Fig. 2; Taf. 6, Fig. 2), die wohl zu unterschiedlichen Taxa mit breiteren oder schmäleren Windungsquerschnitten gehören. Ihre Natur als Ammonitenkiefer wird durch Funde untermauert, bei denen diese noch im Zusammenhang mit dem Gehäuse liegen. Die solchermaßen erhaltenen Funde des Nusplinger Plattenkalks gehören vor allem zur Gattung *Physodoceras*. Funde mit dem in situ liegenden Laevaptychus, dem mutmaßlichen Unterkiefer, sind in dieser Gattung im Nusplinger Plattenkalk relativ häufig. Der ursprünglich aus Chitin bestehende mutmaßliche Oberkiefer ist oft kohlig erhalten und befindet sich bei den beiden aussagekräftigsten Stücken noch in der Wohnkammer bzw. unmittelbar vor dieser.

Besonders instruktiv ist ein *Physodoceras* (Taf. 4, Fig. 4), bei dem der paarige Laevaptychus am Ende der Wohnkammer liegt. Das Stück ist von der Schichtunterseite her freigelegt, wobei der Laevaptychus mit der gewölbten Seite nach unten in der Wohnkammer liegt. Unmittelbar hinter dem Laevaptychus befindet sich der Oberkiefer, von dem ein „Flügel“ auf der Konvexseite des Laevaptychen liegt. Der Oberkiefer muß also nach der Verwesung des Tieres in der Wohnkammer etwas verlagert worden sein. Vom Rand des Laevaptychus zieht sich außerdem ein breiter, in kohliger Substanz erhaltener Strang nach hinten in die Wohnkammer. Strukturen sind nicht erhalten, abgesehen von zwei Bereichen mit dichtgepackten kalzitischen Partikeln. Wir vermuten, daß es sich bei dem dunklen Strang um Reste des Kropf/Magens handelt, in dem noch einige Nahrungspartikel enthalten waren. Die Natur der enthaltenen Partikel läßt sich leider in diesem Fall nicht sicher ermitteln, doch dürfte es sich wohl um *Saccocoma*-Reste handeln. Ein weiteres, senkrecht eingebettetes Exemplar eines *Physodoceras* mit in situ befindlichem Aptychus weist ebenfalls eine schwarze Schicht auf, die entweder den Kropf/Magen oder sogar Reste des übrigen Weichkörpers darstellen könnte (Taf. 5, Fig. 1). Innerhalb der schwarzen Substanz befindet sich eine schlanke, langgestreckte, bräunliche, mit symmetrisch angeordneten leistenartigen Querelementen versehene Struktur, bei der es sich jedoch aufgrund der geringen Länge von nur etwa 3 mm in Bezug auf die Größe des Ammonitengehäuses und des Aptychenpaars, verglichen mit Funden aus dem Lias (Lehmann 1971, 1990), kaum um die Radula handeln kann. Es dürfte sich wohl eher um einen nicht mehr näher deutbaren Bestandteil des Kropf-/Mageninhalts handeln. Hinweise auf die Existenz eines Tintenbeutels, wie man sie immer wieder anhand schwer deutbarer Strukturen postuliert hatte (Lehmann 1967; Wetzel 1969; Mathur 1996) liefert weder dieses noch irgendein anderes Fundstück aus dem Nusplinger Plattenkalk, während die Tintensubstanz bei Teuthidenresten (*Trachyteuthis*, *Plesioteuthis*) aus denselben Schichten nicht selten überliefert ist. Es verstärkt sich daher auch mit den Nusplinger Funden die Annahme, daß Ammonitentiere keinen Tintenbeutel besaßen (vgl. Lehmann 1989). Prinzipiell ähnelt der Befund bei diesen *Physodoceras*-Neufunden einem bereits früher mehrfach publizierten Stück derselben Art, bei dem der Kropf/Magen mit *Saccocoma*-Resten gefüllt war (s.u.). Letzteres stammt aus einer weniger bituminösen Schicht (G nach Aldinger 1930) als der Neufund, in der die organische Substanz kaum erhalten geblieben ist. Der Oberkiefer ist teilweise noch erhalten, jedoch nicht in der Stellung, wie er von LEHMANN (1972) dargestellt wurde. Der Oberkiefer liegt hinter dem Laevaptychus, wobei beide Flügelfortsätze auf den dahinter befindlichen Kropf-/Mageninhalt weisen. Die dunkelbraun abgesetzte Partie im hinteren Teil der Wohnkammer, die von LEHMANN & WEITSCHAT (1973) und RIEGRAF et al. (1984), als Reste des Ammoniten-Weichkörpers selbst interpretiert wurde, kommt durch ein dichtes Netzwerk von Schalenbruchrändern zustande, die mit Eisenoxiden ausgefüllt sind. Möglicherweise hat diese limonitische Imprägnation tatsächlich etwas mit einem ursprünglich noch vorhandenen Weichkörper zu tun, bei dessen Zersetzung ein entsprechendes Milieu entstand, doch ist keinerlei Substanz mehr erhalten geblieben.

Bei einem anderen Exemplar von *Physodoceras* (Taf. 4, Fig. 1 und DIETL, KAPITZKE et al. 1998, Taf. 2, Fig. 1) liegen Laevaptychus und Oberkiefer direkt vor der Mündung (letztere konnte aufgrund der schlechten Erhaltung des Gehäuses nicht komplett freigelegt werden). Sie scheinen nach der Verwesung des Ammonitentiers, aber noch vor der Bedeckung mit Sediment aus der Wohnkammer herausgedriftet zu sein. Die Länge und Breite des Oberkiefers entspricht dabei den Längen-/Breitenverhältnissen des Laevaptychen-Paars. Auch die Krümmung der beiden Oberkieferhälften entspricht der Umrißform des Laevaptychen-Paars. In beiden Fällen stimmen somit die Breiten-/Längenverhältnisse des Oberkiefers exakt mit demjenigen des Laevaptychen-Paars überein. Es dürfte daher außer Zweifel stehen, daß es sich hierbei um ein antagonistisch wirkendes Kieferpaar gehandelt hat. Die Lebendorientierung und Funktionsweise beider Organe ist freilich unklar, zumal die mutmaßlichen Oberkiefer keine Spitze aufweisen, wie sie LEHMANN (1972) anhand von Serienschnitten bei liassischen Psiloceraten rekonstruiert hatte und wie sie bei den Kiefern rezenter Sepien auftritt. Eine beißende Funktion des Oberkiefers wie bei letzteren oder beim rezenten *Nautilus*, wie sie von WESTERMANN (1996: 676) für Ammoniten angenommen wurde, erscheint uns daher eher fragwürdig.

6. Kropf-/Mageninhalte von Ammoniten

Eine Zusammenfassung aller bis dahin bekannten Hinweise auf die Ernährung von Ammonitentieren in Gestalt von Kropf-/Mageninhalten gaben JÄGER & FRAAYE (1996). Auch bei mehreren Ammonitenarten des Nusplinger Plattenkalks konnten inzwischen Magen- oder Kropfinhalte festgestellt werden. Eine Differenzierung in Kropf und Magen, wie sie von RIEGRAF et al. (1984) vorgenommen wurde, läßt sich an unserem Material nicht nachvollziehen. Bereits mehrfach publiziert wurde der Fund eines Aspidoceraten (LEHMANN 1972; LEHMANN & WEITSCHAT 1973; RIEGRAF et al. 1984). Es handelt sich hierbei um die Art *Physodoceras nattheimense* SCHWEIGERT. Bei diesem Stück besteht der Kropf-/Mageninhalt ausschließlich aus *Saccocoma*-Skelettelementen (Taf. 9, Fig. 4). Bei zwei weiteren Exemplaren (Taf. 3, Fig. 1 u. Taf. 8, Fig. 1) von *Physodoceras nattheimense* sind in der Wohnkammer ebenfalls derartige Anreicherungen von *Saccocoma*-Skelettelementen vorhanden, die somit auf eine einheitliche Ernährung dieser Ammonitengruppe hindeuten. Diese Kropf-/Mageninhalte stützen die bereits von JANICKE (1970) aufgrund von Solnhofener Funden geäußerte Vermutung, daß die in vielen Schichten des Nusplinger Plattenkalks sehr häufigen *Lumbricaria*-Kotschnüre (Taf. 9, Fig. 3), die ebenfalls aus *Saccocoma*-Skelettelementen bestehen (vgl. MÜLLER 1969), den Kot von Ammoniten eben dieser Gruppe darstellen. Physodoceraten finden sich allerdings durchaus auch in Plattenkalkschichten, in denen keine *Lumbricaria* auftritt. Diese nicht eindeutige Beziehung widerspricht einer Deutung von *Lumbricaria* als Ammonitenkot nicht, da möglicherweise besondere Bedingungen für eine Erhaltung der Kotschnüre nötig waren. Eine weitere Möglichkeit wäre, daß Physodoceraten zu den Zeiten, in denen die Lumbricarien fehlen, nur als leere Gehäuse in die Plattenkalkwanne gedriftet sind. Die Herleitung der Lumbricarien von Physodoceraten würde beweisen, daß zumindest diese Ammonitentiere in der Wassersäule über dem unbesiedelten Meeresboden der Plattenkalkwannen gelebt hatten und somit schwebfähig gewesen sein müssen. Eine rein benthische Lebensweise (EBEL 1990, 1992) ist am Boden der Plattenkalkwanne auszuschließen, andernfalls müßten entsprechende Kriech- oder Weidespuren vorhanden sein. Auch die indirekte Herleitung einer bodenbezogen nektonischen oder benthischen Lebensweise dieser Ammoniten durch die Annahme einer benthischen Lebensweise von *Saccocoma* ist nicht möglich. KEUPP & MATYSZKIEWICZ (1997) sowie VIOHL (1998) erläuterten bereits ausführlich, warum es sich bei *Saccocoma* nicht um eine benthisch lebende Crinoide gehandelt haben kann, wie dies zuvor MILSOM (1994) postuliert hatte.

Bereits von DIETL et al. (1996) wurde ein großes Exemplar eines *Neochetoceras* vorgestellt, das vor der Wohnkammer noch den zugehörigen Lamellaptychus aufweist (Taf. 6, Fig. 1). Das Stück ist in einer stark bituminösen Kalkplatte der Schicht D eingebettet. Bei der vorsichtigen Präparation der Wohnkammer kam ein dunkler Fleck aus kohliger Substanz zum Vorschein, in dem mehrere Fragmente von sehr kleinen Lamellaptychen enthalten waren (Taf. 6, Fig. 3). Dieses Exemplar schließt damit an die aus dem Solnhofener Plattenkalk beschriebenen Funde derselben Gattung an, in deren Kropf/Magen ebenfalls vorwiegend, wenn auch nicht ausschließlich, kleine, zerbissene Lamellaptychen enthalten waren (MICHAEL 1894; GÜRICH 1924; WETZEL 1960; KEUPP & VEIT 1997). Man muß daraus schließen, daß sich Ammoniten der Gattung *Neochetoceras* vorwiegend von kleinen Ammoniten derselben Gruppe ernährten. Es muß Spekulation bleiben, ob es sich hierbei um juvenile Exemplare gehandelt hat oder vielleicht sogar um mikroconche Individuen derselben Biospezies. Isoliert auf Schichtflächen befindliche Anreicherungen solcher zerbissener Lamellaptychen, wie sie von BARTHEL & JANICKE (1970) und MEHL (1978a) als Einzelfunde aus dem Solnhofener Plattenkalk beschrieben wurden und wie sie im Nusplinger Plattenkalk ebenfalls gelegentlich auftreten (Taf. 9, Fig. 1), können deswegen wohl als Speiballen der Ammonitengattung *Neochetoceras* angesehen werden. Für die Lebensweise dieser Gattung gilt Entsprechendes wie für *Physodoceras*.

Wie bereits oben erwähnt wurde (vgl. S. 3), weist ein vollständig erhaltenes Exemplar der makroconchen Perisphinctidenart *Lithacoceras fasciferum* (NEUMAYR) (Abb. 1) Relikte der aragonitischen Perlmuttschale auf. Diese Perlmutterhaltung beschränkt sich auf einen größeren Fleck auf der Wohnkammer sowie auf den Sipho. Im Querbruch, der exakt durch den fraglichen Bereich verlief, konnte man erkennen, daß es sich bei dem Material unter der Perlmutterschicht um eine ein bis zwei Millimeter dicke, rosafarbene, phosphatische Masse handelt, die äußerst homogen und feinkörnig ausgebildet ist. Wir vermuten aufgrund der Größe und Lage dieser phosphatischen Masse, daß es sich hierbei um einen Kropf-/Mageninhalt handelt. Die partielle Perlmutt-Erhaltung wird offenbar durch die Anwesenheit des Phosphats bedingt, das auch im Siphonalstrang eingelagert ist und dort zu denselben Erhaltungserscheinungen geführt hat. Die sonst übliche Auflösung des Aragonits bei

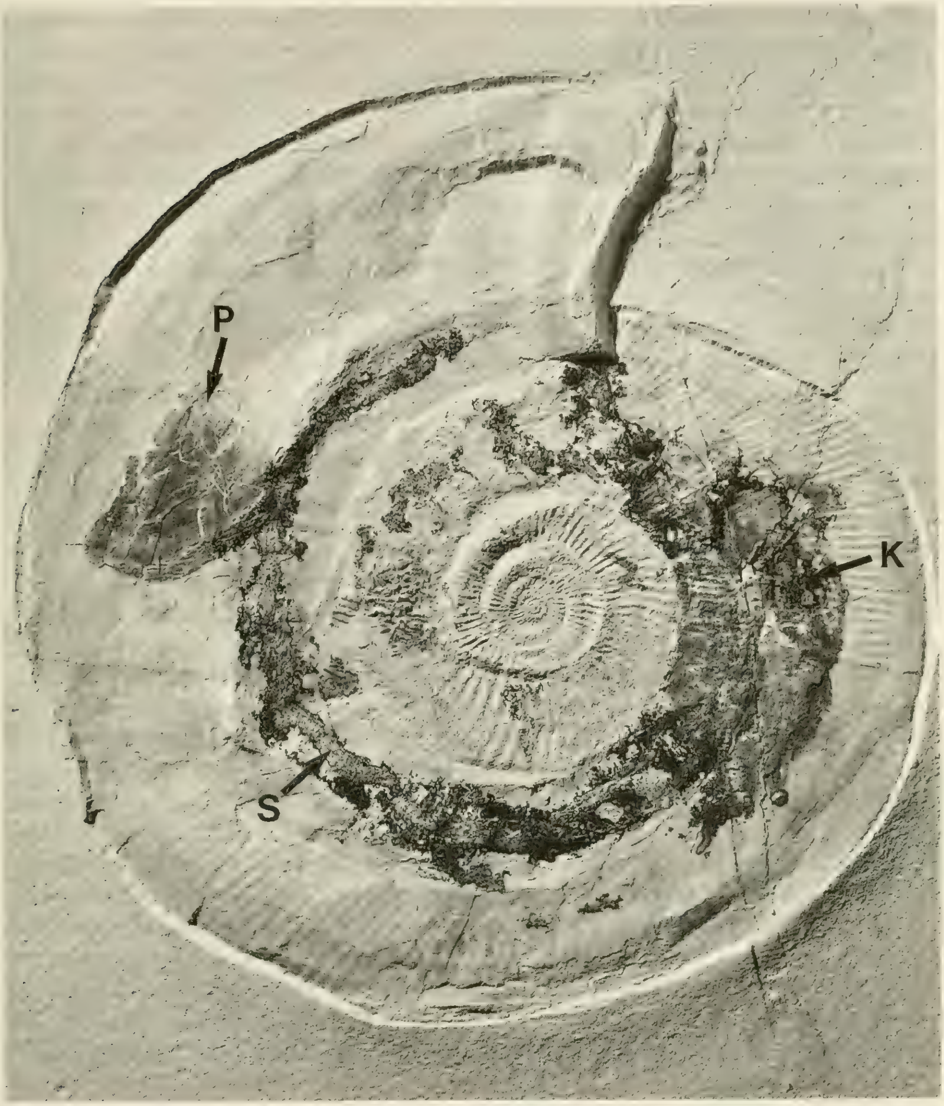


Abb. 1. *Lithacoceras fasciferum* (NEUMAYR) mit Praestriaptychus (P), Kropf-/Mageninhalt (K) und Resten des Siphonalstrangs (S). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 70–75 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63168. – x0,5.

der Diagenese wurde hierbei wahrscheinlich gehemmt, so daß die Schalenstrukturen, die den Perlmutterglanz hervorrufen, erhalten bleiben konnten. Vergleichbare Beobachtungen wurden auch in anderen Juraschichten gemacht (mündl. Mitt. Dr. R. BÖTTCHER, SMNS und Dr. W. RIEGRAF, Münster).

Ein etwa gleichgroßes Exemplar der zur gleichen Gattung gehörenden Art *Lithacoceras ulmense* (OPPEL) (Taf. 7, Fig. 1) weist einen ähnlich großen Fremdkörper auf wie das oben beschriebene *L. fasciferum*, allerdings innerhalb des vorderen Wohnkammerdrittels. Er besteht in diesem Fall aus einer gräulichen, gekörnelten, kalzitischen Masse von wenig mehr als 1 mm Dicke. Detailuntersuchungen dieser Masse ergaben, daß sie sich vorwiegend aus winzigen kugeligen Partikeln und Gehäusen von Foraminiferen zusammensetzt (Taf. 7, Fig. 2–3). Da Foraminiferen sonst nur als vereinzelte, in Dünnschliffen nachweisbare, eingeschleppte Individuen oder sehr selten auch als Aufwuchs von Wurmröhren, Weichschwämmen oder Pflanzenresten (vgl. SCHWEIGERT 1999) im Nusplinger Plattenkalk vorkommen, ist eine derartige Anreicherung innerhalb einer Ammonitenwohnkammer wohl nur mit einer Deutung als Kropf-/Mageninhalt zu erklären. Es ist zu vermuten, daß es innerhalb derselben Gattung (in diesem Fall *Lithacoceras*) artspezifische Unterschiede in der Ernährung gab, was das Nebeneinander zweier Arten derselben Gattung im selben Lebensraum gut erklären würde.

7. Bewuchs auf Ammonitengehäusen

Nicht allzu selten kommen im Nusplinger Plattenkalk Ammonitenschalen mit Aufwuchs von kleinen Austern vor. Der Aufwuchs findet sich vorzugsweise bei Individuen, die einen Durchmesser von mehr als 3 Zentimetern besitzen. Sehr kleinwüchsige Arten, wie die mikroconche *Sutneria* cf. *rebholzi*, *Glochiceras* sp. oder *Lingulaticeras* sp. weisen dagegen nur sehr selten einen Aufwuchs auf. Ein anderer Aufwuchs als mit diesen Austern war bislang nicht festzustellen, abgesehen von dem Schalenfragment eines Perisphinctiden, auf dem ein juveniler Weichschwamm (früher als „*Phyllothallus latifrons* ROTHPLETZ“ bezeichnet) siedelte. Bei letzterem besteht allerdings die Möglichkeit, daß das Ammonitenfragment in dem Biotop, in dem diese Weichschwämme üblicherweise siedelten, am Meeresboden herumlag und als sekundärer Hartgrund genutzt wurde. Serpelbewuchs wurde nur auf einem Nautilidengehäuse festgestellt (DIETL & SCHWEIGERT 1999, Abb. 2). Bei dem Bewuchs mit Austern stellt sich die Frage, ob die Austern bereits zu Lebzeiten am Ammoniten siedelten, ob leere, umherdriftende Schalen besiedelt wurden, oder ob die Besiedelung gar erst am Meeresboden erfolgte (vgl. TINTANT 1983). Die letztgenannte Möglichkeit wurde insbesondere von KAUFFMAN (1978) in Betracht gezogen, der vermutete, die Ammonitengehäuse hätten auf einem lebensfeindlichen Meeresboden gewissermaßen als „Benthosinseln“ fungiert. Diese Deutung kann man jedoch schon deswegen weitgehend ausschließen, weil andere Objekte als Ammoniten, die ebenfalls als potentielle Benthosinseln hätten dienen können, niemals von Austern besiedelt sind. Außerdem ist in vielen Fällen noch erkennbar, daß ein Bewuchs auf beiden Schalenflanken stattfand. Die Besiedelung solcher Stücke muß also auf jeden Fall in der höheren, lebensfreundlichen Wassersäule stattgefunden haben, wie es SEILACHER (1982) auch für den Posidonienschiefer demonstrieren konnte.

In einigen wenigen Fällen sind Ammonitengehäuse mit Austern besiedelt, die zusätzlich auch noch ihren Aptychus in der Wohnkammer aufweisen. Hier ist jedoch nicht immer zwingend von einem Lebendbewuchs auszugehen, da das Gewicht des Aptychus vom Auftrieb des leeren Gehäuses durchaus kompensiert worden sein könnte. Bei dem bereits oben oben erwähnten senkrecht eingebetteten *Physodoceras* (Taf. 3, Fig. 1) mit in situ liegendem Laevaptychus, welcher noch von einer organogenen Substanz eingehüllt war, liegt im Nabelbereich ein Bewuchs mit Austern vor. Dieses sowie einige ähnliche Stücke lassen vermuten, daß eine Lebendbesiedelung möglich war. Die organische Substanz innerhalb des Ammonitengehäuses wäre andernfalls sicherlich während der Zeitdauer einer postmortalen Austernbesiedlung längst abgebaut worden.

Ein Lebendbewuchs kann auch in den Fällen angenommen werden, in denen ein Loch in die Wohnkammer gekniffen wurde oder dieselbe völlig vom Phragmokon abgetrennt wurde (Taf. 1, Fig. 1–2). Hier muß sich das Ammonitentier lebend oder zumindest als Aas noch in seinem Gehäuse befunden haben, ehe es einem Freßfeind zum Opfer fiel; anders macht ein Aufbrechen der Wohnkammer keinen Sinn. Die aufgeknackten Gehäuse konnten wohl aufgrund der starken Beschädigungen in der Mehrzahl nicht mehr aufschwimmen. Die Anzahl und Größe der aufgewachsenen Austern ist bei den allermeisten aufgeknackten Ammonitenschalen bemerkenswert gering.

In weitaus den meisten Fällen dürfte es sich bei den bewachsenen Ammonitengehäusen allerdings um leere, driftende Schalen gehandelt haben. Zuweilen sitzen die Austernschälchen direkt vor der Mündung, was dann einen Lebendbewuchs ausschließt (Taf. 2, Fig. 1). Eine Bestätigung hierfür ergibt sich auch aus der Beobachtung, daß isolierte Belemnitenphragmokone in gleicher Weise von Austern besiedelt sind (vgl. VIOHL 1998). Belemnitenrostren selbst sind hingegen normalerweise nicht besiedelt. Nur in einem einzigen Fall war ein winziges Rostrum, das jedoch noch mit seinem Phragmokon verbunden war, von kleinen Austernschälchen besiedelt. Hier kompensierte der Auftrieb des Phragmokons offenbar das Gewicht des Rostrums, so daß beides zusammen so lange in Schwebe bleiben konnte, bis das Gewicht durch die Auflast der heranwachsenden Austern zu groß wurde.

Nicht in jedem Fall dürfte es sich jedoch bei Anreicherungen von Austern um isolierte, zum Meeresboden abgesunkene „Flöße“ gehandelt haben. Manchmal liegen nämlich mehrere Ammoniten zusammen mit Austern nebeneinander, und zuweilen können auch noch andere Fossilreste beteiligt sein, wie beispielsweise Belemnitenrostren. Bei solchen Resten dürfte es sich wohl um Fraßreste oder um Speiballen handeln, zumal die Austernschälchen mitunter als Bruchstücke eingebettet sind. Bei derartigen Funden in stark bituminösen Plattenkalken wie dem Plattenkalk D müßte man von Algenfäden, die solche Flöße eventuell zusammengehalten hätten, irgendeine Spur finden, was aber bislang nicht der Fall ist. Auch die nicht allzu seltenen, isoliert im Sediment liegenden einzelnen Austernklappen dürften teilweise durch Räuber in die Plattenkalkwanne eingetragen worden sein. In manchen Fällen besitzen die Austernschälchen sogar eine allomorphe Skulptur, an der ein ursprünglicher Aufwuchs auf Ammonitengehäusen nachgewiesen werden kann.

8. Weitere Besonderheiten der Erhaltung

Bei mehreren Exemplaren von *Physodoceras nattheimense* (z. B. Taf. 8, Fig. 3) finden sich im hintersten Abschnitt der Wohnkammer über die gesamte Flanke verteilt, besonders häufig aber im äußeren Drittel, zahlreiche winzige Conellen (vgl. HÖLDER 1980). Die auffällige Übereinstimmung des Auftretens dieser Erscheinung und die Beschränkung auf eine einzige Gattung deutet darauf hin, daß hier möglicherweise eine Besonderheit im Bau der Schale vorlag. Es könnte sich hierbei vielleicht um die Ansatzstellen der Retraktormuskulatur handeln. Die Erhaltung als Conellen weist auf eine Schalenverdickung mit einem hohen Anteil organogener Einlagerungen hin. Allerdings müßten die entsprechenden Schalenverdickungen beim Weiterbau des Gehäuses fortwährend resorbiert worden sein. Schalenausheilungen aufgrund von Verletzungen oder ein Parasitenbefall sind bei den uns vorliegenden Fällen auszuschließen. Conellen finden sich bei Ammoniten des Nusplinger Plattenkalks sonst nur bei der Gattung *Ochetoceras* als Ersatz der Prismenschicht unter dem Hohlkiel.

9. Ausblick

Die bisher nur auf verhältnismäßig kleiner Fläche untersuchten bituminösen Plattenkalke (insbesondere die Schichten C bis F nach ALDINGER 1930) im Bereich des Nusplinger Steinbruchs lassen hinsichtlich der dort in besonderem Maße gegebenen günstigen Erhaltungsbedingungen weitere Ammonitenfunde erwarten, die entscheidende Impulse zur Klärung der Funktionsmorphologie und zur Paläoökologie von Ammoniten liefern könnten. Weitere Grabungen in diesen Schichten sind daher geplant.

10. Literatur

ALDINGER, H. (1930): Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen Weißen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Cbl. Mineral. Geol. Paläont., Abt. B, **1930**: 257–267, 6 Abb.; Stuttgart.

BARTHEL, K. W. & JANICKE, V. (1970): Aptychen als Verdauungsrückstand. Ein Fund aus dem Solnhofener Plattenkalk, unteres Untertithon, Bayern. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1970**: 65–68, 1 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., DIETL, O., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ILG, A. & HUGGER, R. (1997): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1996. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **153**: 185–203, 6 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M. & RIETER, M. (1995): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ, Ober-Kimmeridgium) der südwestlichen Schwäbischen Alb – ein Zwischenbericht. – Jh. Ver. Naturkde. Württemberg, **151**: 107–126, 5 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G. & HUGGER, R. (1996): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1995. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **152**: 25–40, 6 Taf.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ZÜGEL, P. & HUGGER, R. (1998): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1997. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **154**: 63–74, 4 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G. & SCHWEIGERT, G. (1999): Ein Nautilus mit in-situ liegendem, vollständigem Kieferapparat aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, SW-Deutschland). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **211**: 75–87, 5 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., SCHWEIGERT, G., FRANZ, M. & GEYER, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **265**: 1–37, 3 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

EBEL, K. (1990): Swimming abilities of ammonites and limitations. – Paläont. Z., **64**: 25–37, 5 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

– (1992): Mode of life and soft body shape of heteromorph ammonites. – Lethaia, **25**: 179–193, 7 Abb.; Oslo.

FRAAS, O. (1855): Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **11**: 76–107, 1 Taf.; Stuttgart.

GÜRICH, G. (1924): „Ammonitenbrut" von *Oppelia steraspis* nach MICHAEL. – Cbl. Mineral. Geol. Paläont., **1924**: 700–704, 2 Abb.; Stuttgart.

HÖLDER, H. (1955): Belemniten und Ammoniten als Beutetiere. – Aus der Heimat, **63**: 88–92, 6 Abb.; Öhringen.

– (1980): Conellen als Relikte von Cephalopoden-Schalen – Objekte einer naheliegenden Verwechslung. – Geol. Jb. Hessen, **108**: 5–9, 2 Abb.; Wiesbaden.

JÄGER, M. & FRAAYE, R. (1996): The diet of the early Toarcian ammonite *Harpoceras falciferum*. – Palaeontology, **40**: 557–574, 8 Taf., 1 Abb.; London.

JANICKE, V. (1970): *Lumbricaria* – ein Cephalopoden-Koprolith. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1970**: 50–60, 7 Abb.; Stuttgart.

KAUFFMAN, E. (1978): Short-lived benthic communities in the Solnhofen and Nusplingen limestones. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1978**: 717–724, 3 Abb.; Stuttgart.

KEUPP, H. & MATYSKIEWICZ, J. (1997): Zur Faziesrelevanz von *Saccocoma*-Resten (Schwebcrinoiden) in Oberjura-Kalken des nördlichen Tethys-Schelfs. – Geol. Bl. NO-Bayern, **47**: 53–70, 1 Taf., 3 Abb.; Erlangen.

KEUPP, H. & VEIT, B. (1996): Ein *Phylloceras* mit Anaptychus. – Fossilien, **1996**: 343–351, 10 Abb.; Korb.

LEHMANN, U. (1967): Ammoniten mit Tintenbeutel. – Paläont. Z., **41**: 132–136, 4 Abb.; Stuttgart.

– (1971): Jaws, radula, and crop of *Arnioceras* (Ammonoidea). – Palaeontology, **14**: 338–341, 1 Taf., 1 Abb.; London.

– (1972): Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten. – Paläont. Z., **46**: 34–48, 2 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

– (1989): Zur Anatomie der Ammoniten: Tintenbeutel, Kiemen, Augen. – Paläont. Z., **59**: 99–108, 7 Abb.; Stuttgart.

– (1990): Ammonoideen. Leben zwischen Skylla und Charybdis. X+257 S., 135 Abb.; Stuttgart (Enke).

LEHMANN, U. & KULICKI, C. (1990): Double function of aptychi (Ammonoidea) as jaw elements and opercula. – Lethaia, **23**: 325–331, 3 Abb., 1 Tab.; Oslo.

LEHMANN, U. & WEITSCHAT, W. (1973): Zur Anatomie und Ökologie von Ammoniten: Funde von Kropf und Kiemen. – Paläont. Z., **47**: 69–76, 1 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

MATHUR, A. (1996): Über Ammoniten der Kössener Schichten und den Nachweis der Tintenbeutel-Substanz Melanin bei ihnen. – Documenta naturae, **102**: 1–61, 1 Taf., 7 Abb.; München.

MEHL, J. (1978): Ein Koprolith mit Ammoniten-Aptychen aus den Solnhofener Plattenkalken. – Jber. wetterau. Ges. ges. Naturkde., **129/130**: 85–89, 2 Abb.; Hanau. – [1978a]

– (1978): Anhäufungen scherbenartiger Fragmente von Ammonitenschalen im süddeutschen Lias und Malm und ihre Deutung als Fraßreste. – Ber. naturforsch. Ges. Freiburg, **68**: 75–93, 8 Abb.; Freiburg i. Br. – [1978b]

MICHAEL, R. (1894): Über Ammoniten-Brut mit Aptychen aus der Wohnkammer von *Oppelia steraspis*. – Z. Dtsch. geol. Ges., **46**: 697–702, 1 Abb.; Berlin.

MILSOM, C. V. (1994): *Saccocoma*: A benthic crinoid from the Jurassic Solnhofen Limestone. – Palaeontology, **37**: 121–129, 4 Abb.; London.

MORTON, N. (1981): Aptychi: the myth of the ammonite operculum. – Lethaia, **14**: 57–61, 2 Abb.; Oslo.

MÜLLER, A. H. (1969): Zum *Lumbricaria*-Problem (Miscellanea) mit einigen Bemerkungen über *Saccocoma* (Crinoidea, Echinodermata). – Mber. Berl. Akad. Wiss., **11**: 750–758; Berlin.

QUENSTEDT, F. A. (1887–1888): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. **3**. Der Weiße Jura, 817–1140, 36 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

RIEGRAF, W. & SCHMITT-RIEGRAF, C. (1995): Mandibula fossiles ammonitorum et nautilorum (Rhyncholithi et rhynchoteuthes, excl. aptychi et anaptychi). – *In*: WESTPHAL, F. (Hrsg.): Fossilium Catalogus. I. Animalia, **134**, 219 S., 43 Taf.; Amsterdam & New York (Kugler).

RIEGRAF, W., WERNER, G. & LÖRCHER, F. (1984): Der Posidonienschiefer. Biostratigraphie, Fauna und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums (Lias ε). 195 S., 12 Taf., 50 Abb.; Stuttgart (Enke).

ROLL, A. (1935): Über Fraßspuren an Ammonitenschalen. – Zbl. Mineral., Geol., Paläont., **1935**: 120–124, 11 Abb.; Stuttgart.

ROTHPLETZ, A. (1909): Ueber die Einbettung der Ammoniten in die Solnhofener Schichten. – Abh. k. Bayer. Akad. Wiss., II. Kl., II. Abt., **24**: 313–337, 2 Taf.; München.

SCHINDEWOLF, O. H. (1958): Über Aptychen (Ammonoidea). – Palaeontographica, A, **111**: 1–46, 9 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

SCHWEIGERT, G. (1997): Erstaunliches Regenerationsvermögen bei Ammoniten. – Fossilien, **1997**: 36–40, 3 Abb.; Korb. – [1997a]
– (1997): Bibliographie des Nusplinger Plattenkalks von 1823–1997. – Profil, **11**: 341–349, 1 Abb.; Stuttgart. – [1997b]
– (1997): Die Ammonitengattungen *Simocosmoceras* SPATH und *Pseudhimalayites* SPATH (Aspidoceratidae) im süddeutschen Oberjura. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **246**: 1–29, 2 Abb., 6 Taf., 2 Tab.; Stuttgart. – [1997c]
– (1998): Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **267**: 1–61, 13 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
– (1999): Miscellanea aus dem Nusplinger Plattenkalk. 1. Über Landpflanzenreste mit Foraminiferenbewuchs.- Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **81**: 347–354, 2 Abb.; Stuttgart.
SCHWEIGERT, G. & SCHERZINGER, A. (1997): Ein *Aulacostephanus autissiodorensis* (COTTEAU) aus der Wirbelberg-Formation des Randen (Kt. Schaffhausen, Schweiz). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **79**: 45–52, 1 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.
SCHWEIGERT, G. & ZEISS, A. (1999): *Lithacoceras ulmense* (OPPEL) (Ammonitina) – eine wichtige Leitart des Ober-Kimmeridgiums. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **211**: 49–73, 6 Abb.; Stuttgart.
SEILACHER, A. (1982): Ammonite shells as habitats in the Posidonia Shales of Holzmaden – floats or benthic islands? – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1982**: 98–114, 10 Abb.; Stuttgart.
SEILACHER, A., ANDALIB, F., DIETL, G. & GOCHT, H. (1976): Preservational history of compressed Jurassic ammonites from Southern Germany. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **152**: 307–356, 20 Abb.; Stuttgart.
TINTANT, H. (1983): Autochthonie ou allochthonie chez les céphalopodes. – Mém. Géol. Univ. Dijon, **7**: 257–268, 2 Taf.; Paris.
TRAUTH, F. (1936): Aptychenstudien. VIII. Die Laevilamellaptychi des Oberjura und der Unterkreide. – Ann. naturhist. Mus. Wien, **47**: 127–145, 1 Taf.; Wien.
– (1937): Die Praestriaptychi und Granulaptychi des Oberjura und der Unterkreide. – Paläont. Z., **19**: 134–162, 2 Taf.; Stuttgart.
– (1938): Die Lamellaptychi des Oberjura und der Unterkreide. – Palaeontographica, A, **88**: 115–229, 6 Taf.; Stuttgart.
VIOHL, G. (1998): Die Solnhofener Plattenkalke – Entstehung und Lebensräume. – Archaeopteryx, **16**: 37–68, 1 Taf., 24 Abb.; München.
WESTERMANN, G. E. G. (1996): Ammonoid Life and Habitat. – *In*: LANDMAN, N. H., TANABE, K. & DAVIS, R. A. (eds.): Ammonoid Paleobiology. – Topics in Geobiology, **13**: 607–707, 15 Abb., 1 Tab.; New York & London (Plenum Press).
WETZEL, W. (1960): Über einige Bath-Ammoniten nebst paläobiologischen Bemerkungen über die Neoammoniten. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **124**: 84–102, 3 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.
– (1969): Seltene Wohnkammerinhalte von Neoammoniten. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1969**: 46–53, 10 Abb.; Stuttgart.

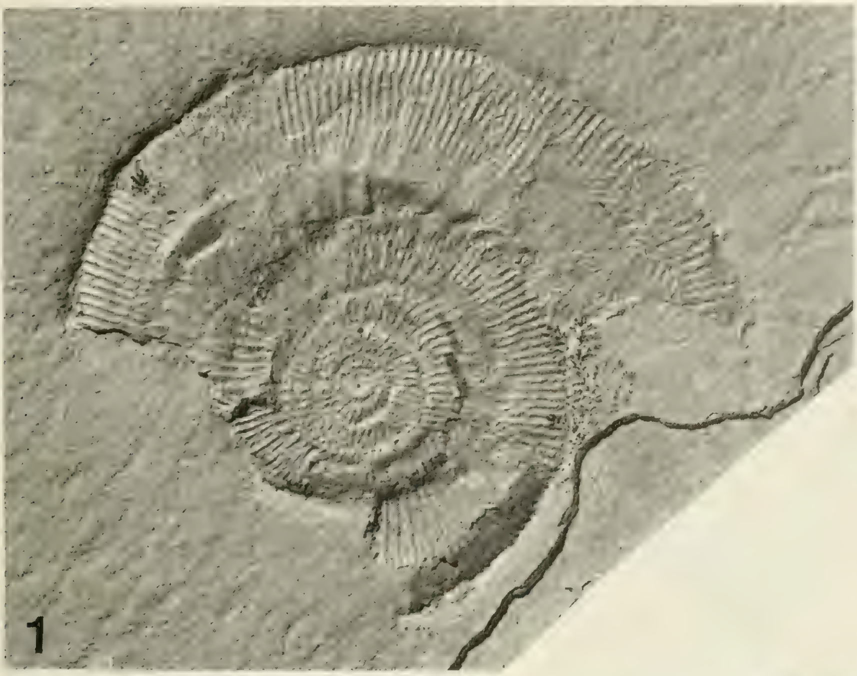
Anschrift der Verfasser:

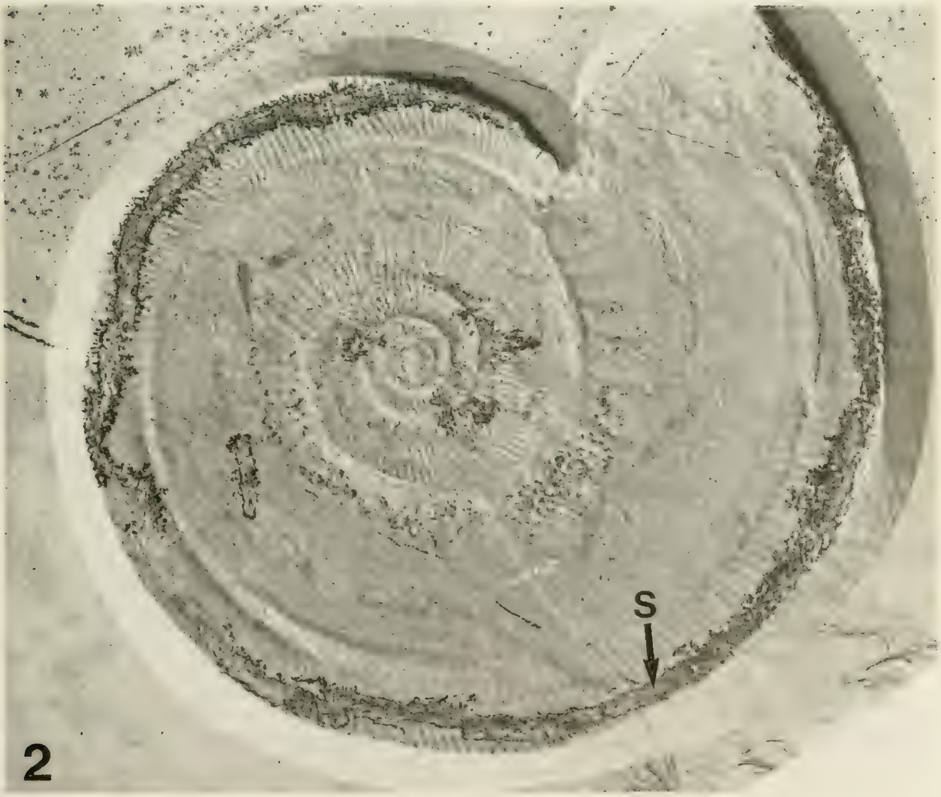
Dr. G. Schweigert, Dr. G. Dietl, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Tafel 1

Fig. 1. *Lithacoceras fasciferum* (NEUMAYR), nicht ausgewachsenes Exemplar, bei dem ein Teil der Schale im hinteren Wohnkammerdrittel herausgebrochen ist. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 25–30 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63579. – x1.

Fig. 2. *Lithacoceras ulmense* (OPPEL), bei dem die Wohnkammer komplett fehlt; ihre Anwachsnaht ist auf dem Phragmokon noch erkennbar und zeigt die ursprüngliche Wohnkammerlänge an. Auf der Ventralseite ist der phosphatische Siphonalstrang (S) gut zu erkennen. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 20–30 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63502. – x0,5.


1


S
2

Tafel 2

Fig. 1. *Neochetoceras subnudatum* (FONTANNES) mit postmortalem Muschelbewuchs. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 10–20 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63275. – x1.

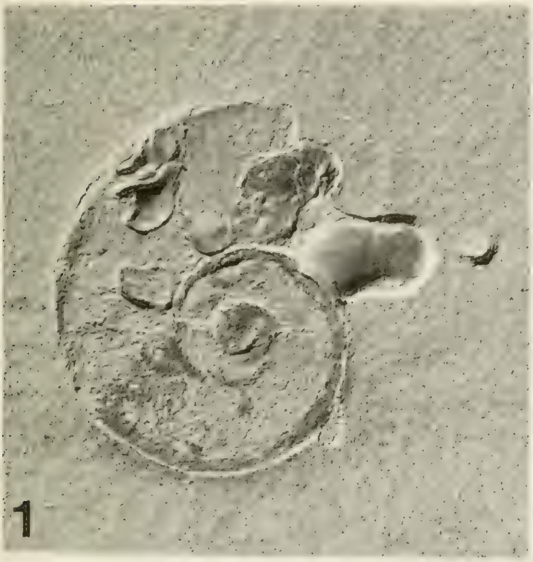
Fig. 2. Ammoniten-Oberkiefer, breitere Form. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 0–10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63095. – x1.

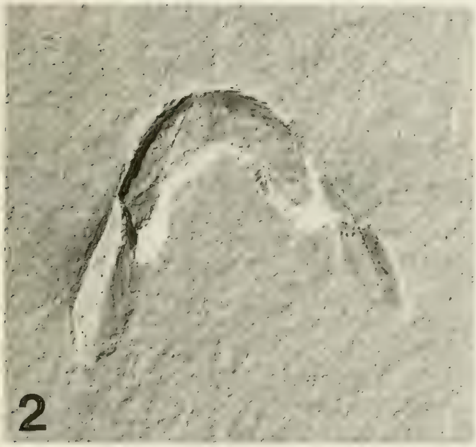
Fig. 3. Ammoniten-Oberkiefer. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 5–10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63089a. – x1.

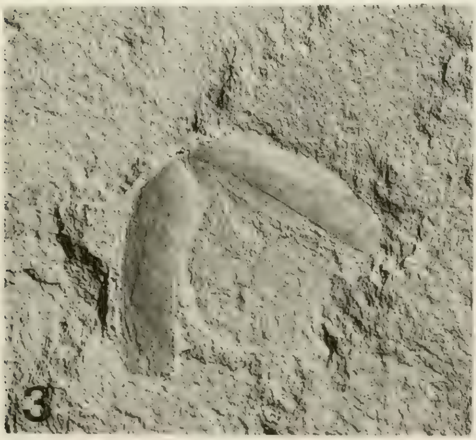
Fig. 4. Aptychus unbekannter Zugehörigkeit. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 10–15 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63062. – x1.

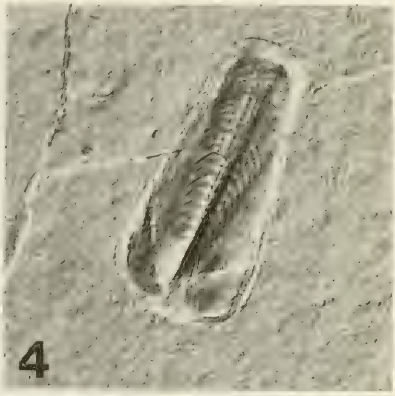
Fig. 5. Praestriaptychus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 10–15 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63098. – x1.

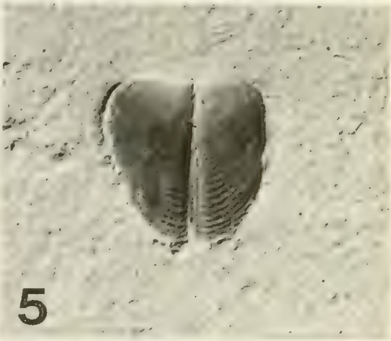
Fig. 6. Praestriaptychus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 40–50 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63594a. – x1.

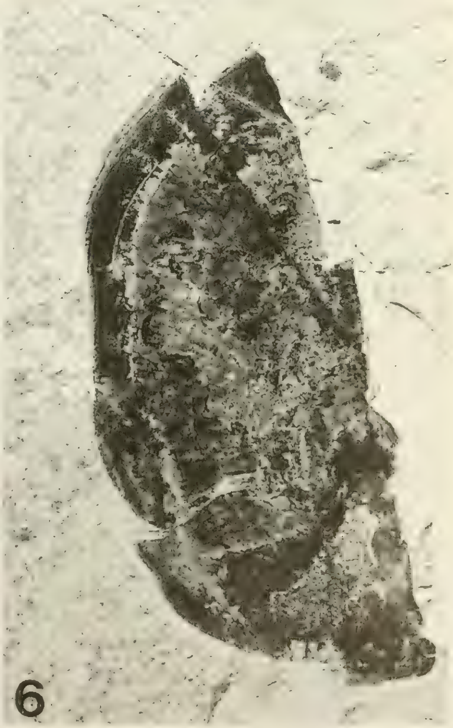

1


2


3


4

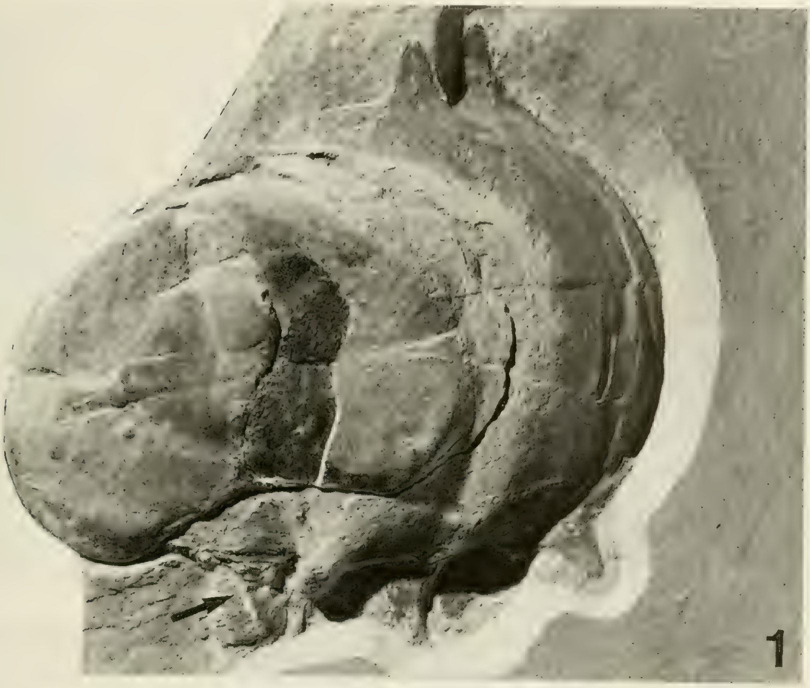

5


6

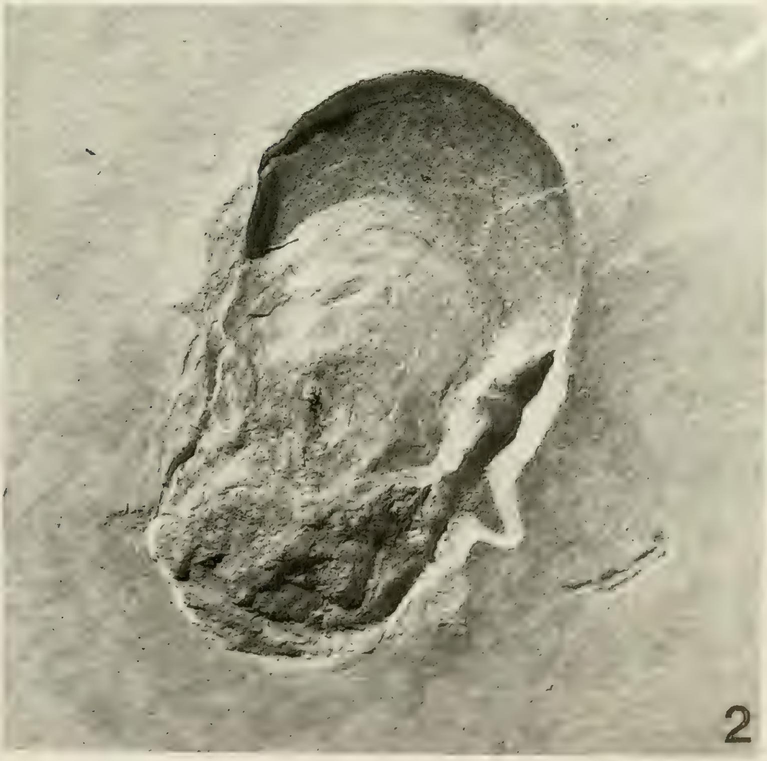
Tafel 3

Fig. 1. *Physodoceras nattheimense* Schweigert, senkrechte Einbettung mit durch die Wohnkammer durchpausendem Laevaptychus und im Nabelbereich angehefteten Austern (Pfeil). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 0–5 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63473. – x1.

Fig. 2. *Physodoceras nattheimense* Schweigert, senkrechte Einbettung. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 15–20 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63429. – x1.



1



2

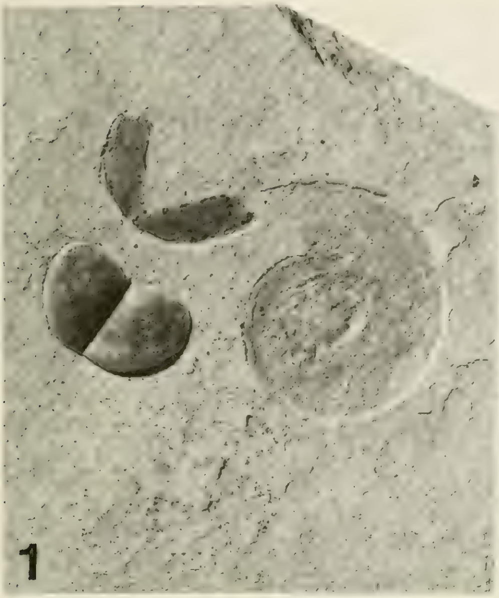
Tafel 4

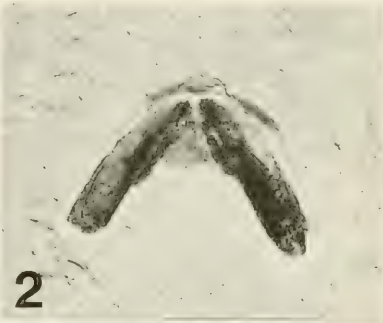
Fig. 1. *Physodoceras nattheimense* Schweigert mit zugehörigem Oberkiefer (oben) und Laevaptychus (unten). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 5–10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63232a. – x1.

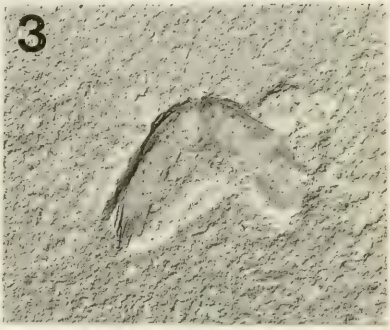
Fig. 2. Ammoniten-Oberkiefer, breitere Form. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 10–15 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63811. – x1.

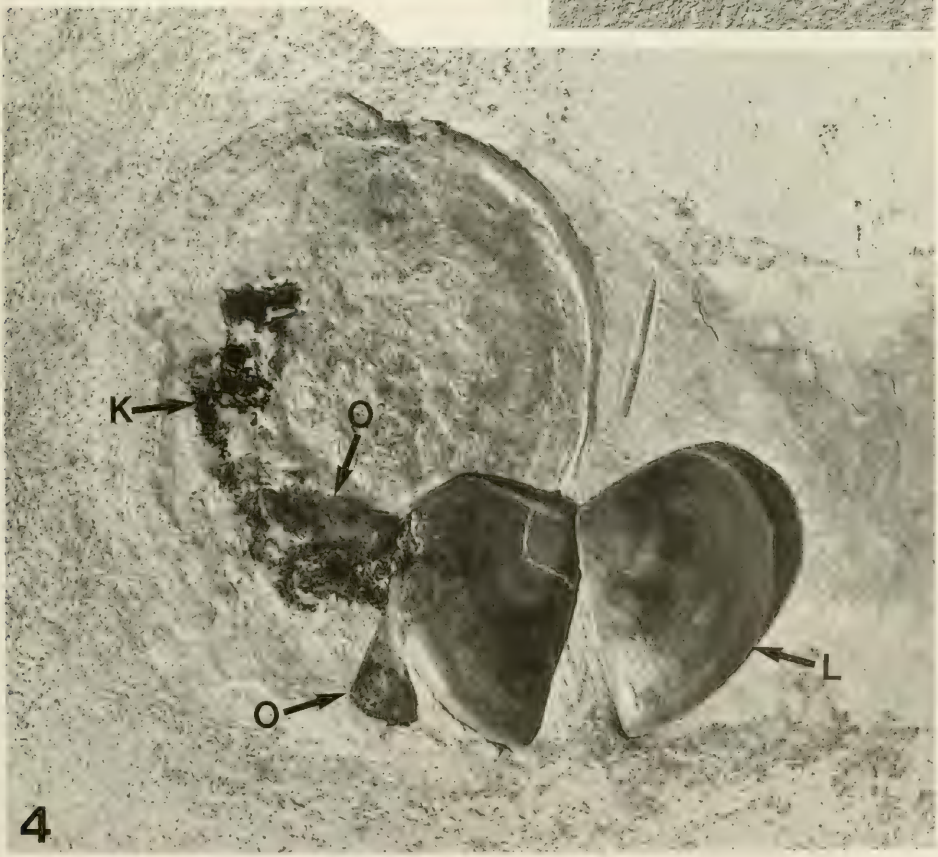
Fig. 3. Ammoniten-Oberkiefer, breitere Form. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 5–10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63097a. – x1.

Fig. 4. *Physodoceras nattheimense* Schweigert mit zugehörigem Laevaptychus (L) und Oberkiefer (O). In der Wohnkammer schwarze Substanz, vermutlich Kropf/Magen (K). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D; SMNS Inv.-Nr. 63428/1. – x1.


1


2


3


K
O
L
O
4

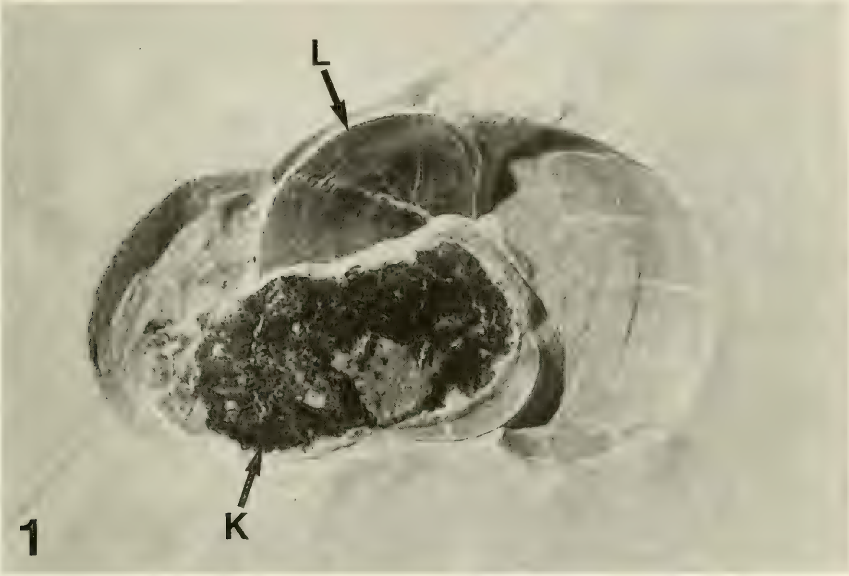
Tafel 5

Fig. 1. Senkrecht eingebettetes Exemplar eines *Physodoceras nattheimense* Schweigert mit in situ befindlichem Laevaptychus (L) und schwarzer Substanz (Kropf/Magen und/oder Weichkörperreste?). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 15–20 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63830. – x1.

Fig. 2. Ammoniten-Oberkiefer, schlankere Form. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 0–10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63736. – x1.

Fig. 3. Detail von Taf. 3, Fig. 1 mit organischer Schicht auf der Oberfläche der Konvexseite des Laevaptychus, die deutliche Anwachsstreifen zeigt. – Bildbreite ca. 3 mm.

Fig. 4. Detail der Oberfläche der Konkavseite des Laevaptychen von Taf. 3, Fig. 1 mit darauf verstreuten *Saccocoma*-Armgliedern. – Bildbreite ca. 4 mm.


L
K
1

2

3

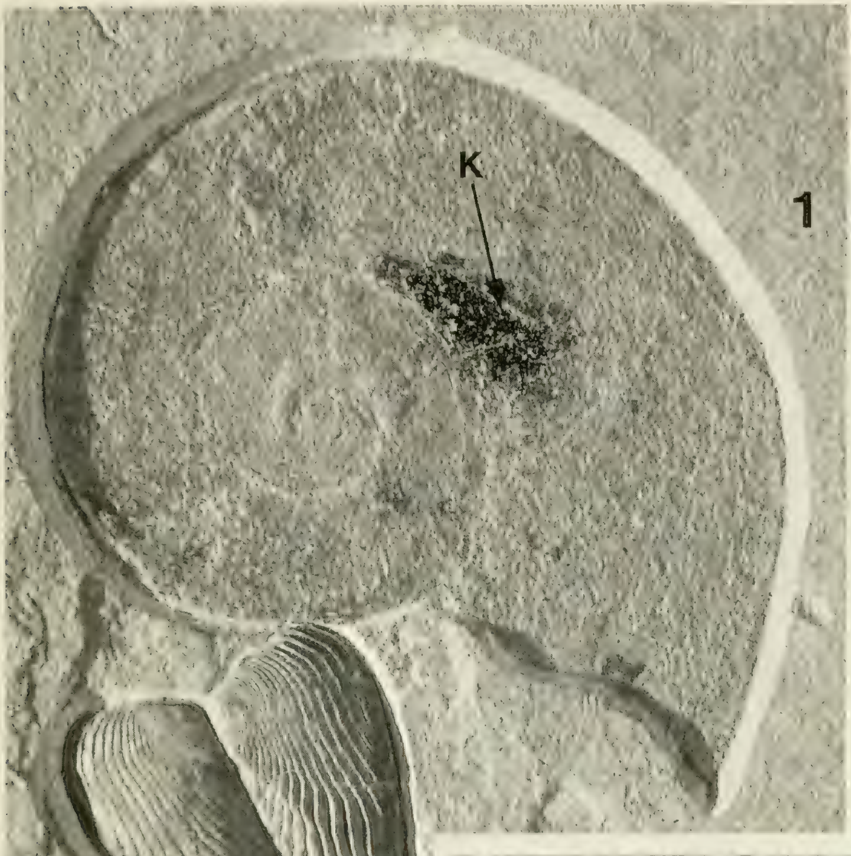
4

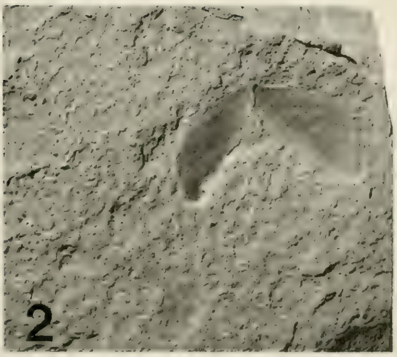
Tafel 6

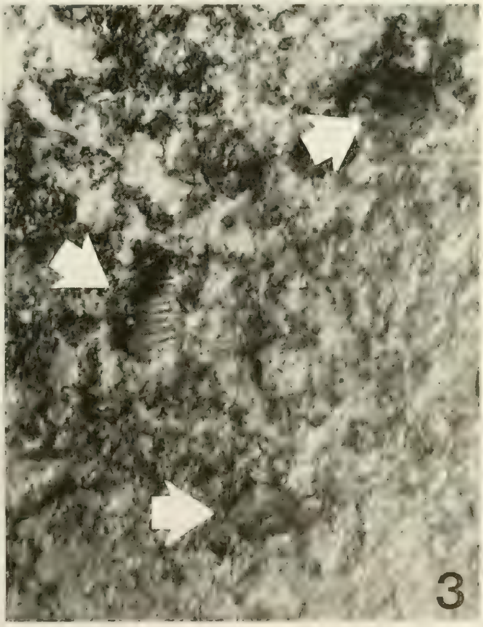
Fig. 1. *Neochetoceras subnudatum* (FONTANNES), mit zugehörigem Lamellaptychus und Kropf/Magen (K). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 0–15 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 62784. – x1.

Fig. 2. Ammoniten-Oberkiefer. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 10–20 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63828a. – x1.

Fig. 3. Detailvergrößerung des Kropf-/Mageninhalts von Fig. 1 mit zerbrochenen Lamellaptychen (Pfeile).


K
1

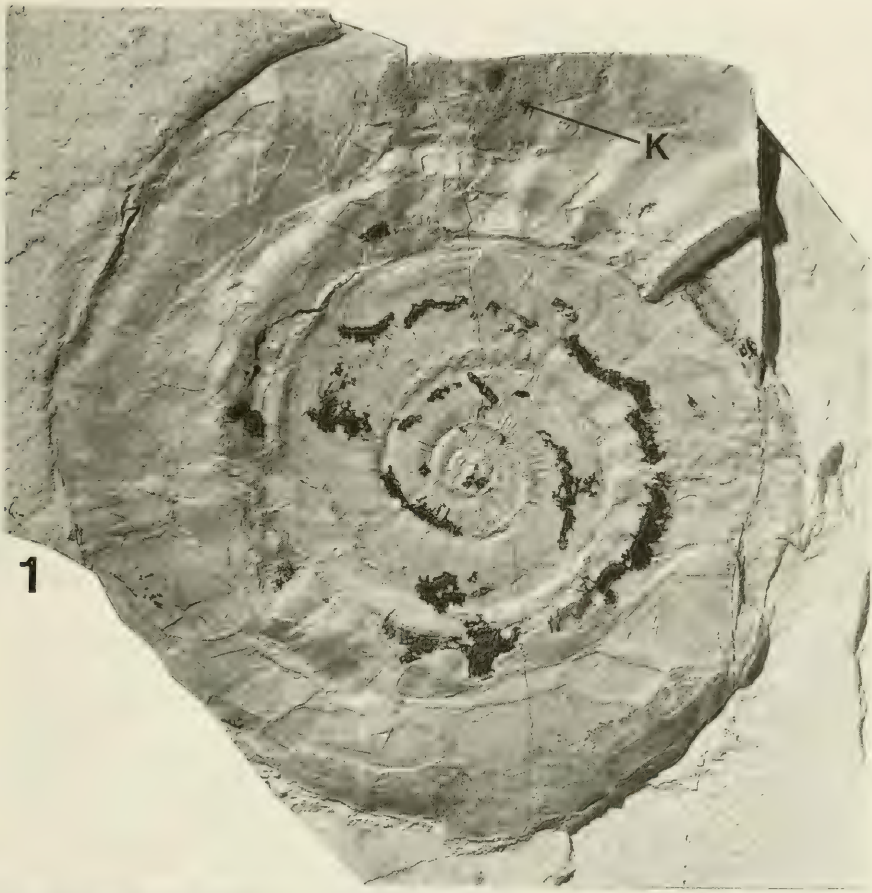

2


3

Tafel 7

Fig. 1. *Lithacoceras ulmense* (Oppel), mit Kropf-/Mageninhalt (K) in der Wohnkammer. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 50–60 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63580. – x 0,5.

Fig. 2–3. Detailvergrößerungen des Kropf-/Mageninhalts von Fig. 1 mit zahllosen kleinen, kugeligen Partikeln und Foraminifere (F). – Bildhöhe ca. 4 mm.



1

2

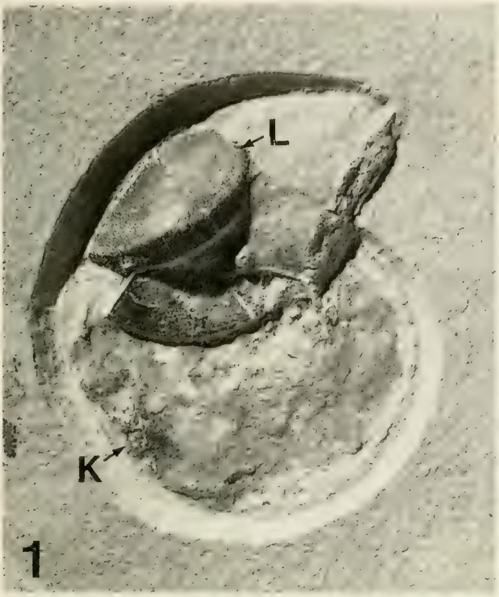
3

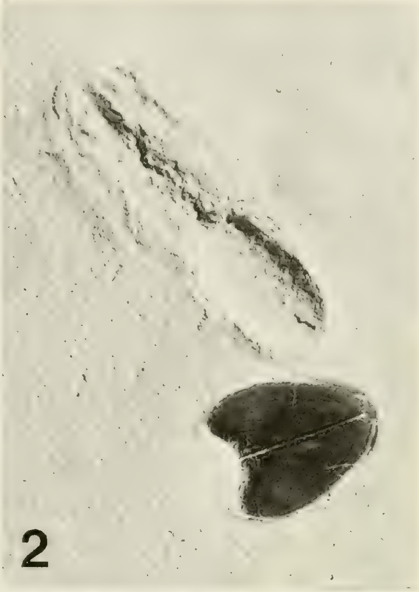
Tafel 8

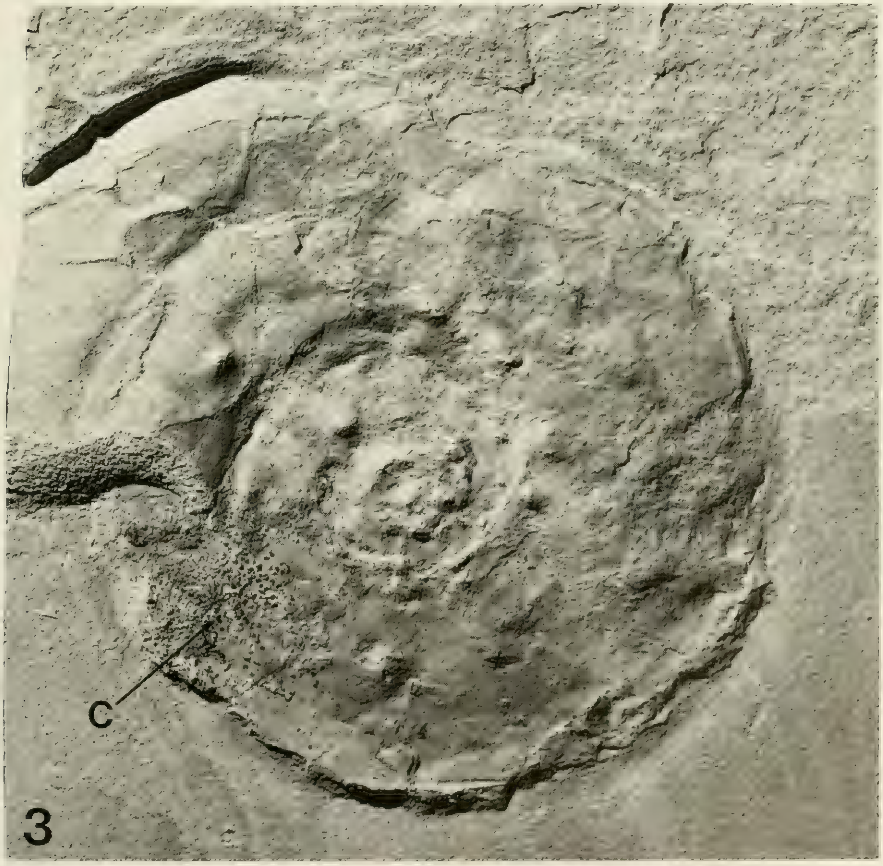
Fig. 1. *Physodoceras nattheimense* Schweigert, mit Kropf-/Mageninhalt (K) und Laevaptychus (L) in der Wohnkammer. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht C, 35–40 cm ü. K4; SMNS Inv.-Nr. 63288. – x1.

Fig. 2. *Metahaploceras* sp., senkrecht eingebettet mit danebenliegendem, zugehörigem Lamellaptychus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 10–15 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63395/1. – x1.

Fig. 3. *Physodoceras nattheimense* Schweigert, mit Conellen (C) im hinteren Wohnkammerabschnitt. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 5–10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63800. – x 1.


1


2


3

Tafel 9

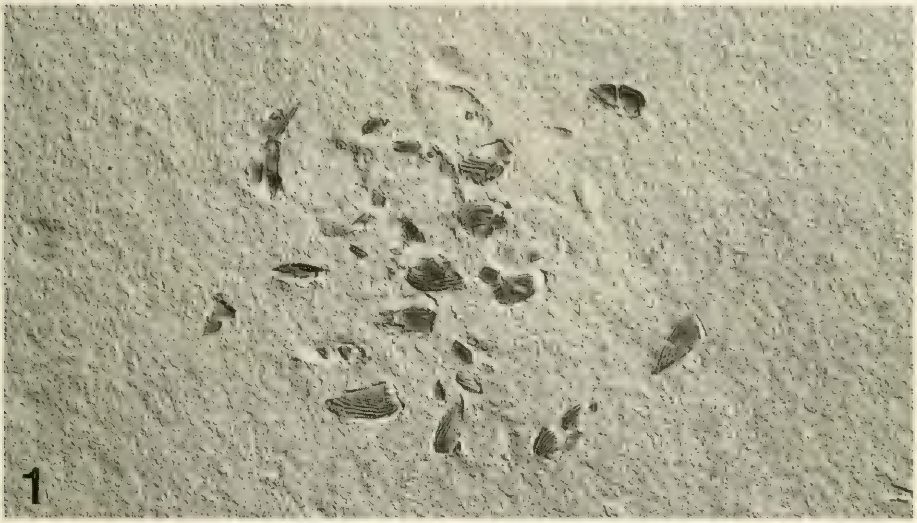
Fig. 1. Anreicherung isolierter Lamellaptychen; möglicher Rest einer Ammonitenmahlzeit. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht C, 30–35 cm ü. K4; SMNS Inv.-Nr. 63279. – x1.

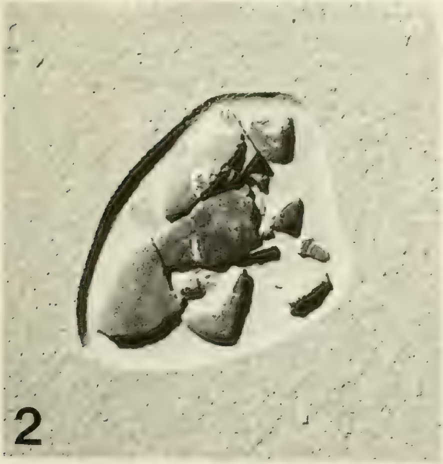
Fig. 2. Speiballen, bestehend aus einer Anreicherung von zerbissenen Laevaptychen. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 0–10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63832. – x1.

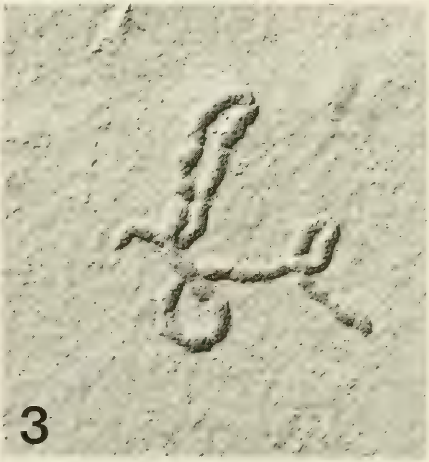
Fig. 3. Die wahrscheinlich von *Physodoceras* stammende Kotschnur *Lumbricaria intestinum* Münster. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 5–10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63195. – x1.

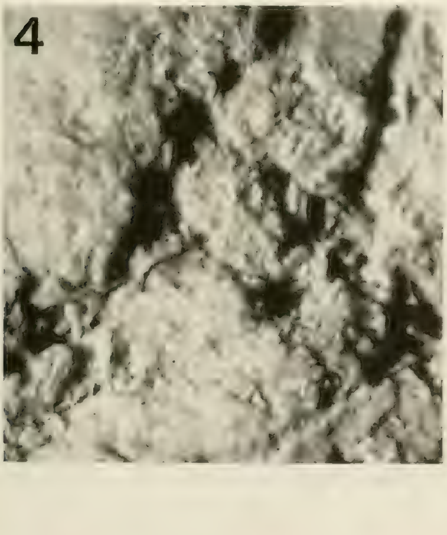
Fig. 4. Detailansicht des aus *Saccocoma*-Skelettelementen bestehenden Kropf-/Mageninhalts des von Lehmann (1972, Taf. 10, Fig. 2) publizierten Aspidoceraten (= *Physodoceras nattheimense* Schweigert); GPIT Inv.-Nr. 1850. – Bildbreite ca. 3 mm.

Fig. 5. Detailvergrößerung von Fig. 3, bei der die kalzitischen *Saccocoma*-Skelettelemente sichtbar werden. – Bildbreite ca. 3 mm.


1


2


3


4

5

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

QE
S937
NH

Stuttgarter Beitr. Naturk. | Ser. B | Nr. 273 | 35 S., 9 Taf., 4 Abb. | Stuttgart, 30. 6. 1999

Erhaltung und Einbettung von Belemniten im Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Schwäbische Alb)

Preservation and Embedding of Belemnites in the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Beckeri Zone, Swabian Alb)

Von Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 9 Tafeln und 4 Abbildungen

Abstract

Belemnites of the only species *Hibolithes semisulcatus* (Münster) are preserved within the Nusplingen Lithographic Limestone in different ways: complete or bitten gards belonging to animals of all growth stages, phragmocones, isolated tentacle hooks ("*Onychites*") and even few bitten animals, where the broken gard is still in close context with the "*Onychites*" tentacle hooks and smaller "*Paraglycerites*" hooklets. The belemnite gards allow to recognize a very low compaction factor of the sediment and a temporary rapid sedimentation rate. In several cases, belemnite gards are preserved with relics of aragonite thus again questioning the primary mineralogy of the belemnite gard.

Zusammenfassung

Belemniten der Art *Hibolithes semisulcatus* (Münster) sind im Nusplinger Plattenkalk durch unterschiedlich eingebettete Rostren verschiedenster Altersstadien, Phragmokone, isolierte Armhaken (Onychiten) und sogar einige Fraßreste, bei denen sich Rostrumreste, Onychiten und Kleinhaken im Zusammenhang befinden, überliefert. Die Belemnitenrostren belegen eine sehr geringe Kompaktion des Sediments und eine zeitweise hohe Sedimentationsrate. In einigen Fällen sind die Rostren mit aragonitischen Relikten überliefert, die erneut die Frage nach der primären Mineralogie des Belemnitenrostrums aufwerfen.

1. Einleitung

Der vorliegende Beitrag liefert weitere Ergebnisse der aktuellen Grabungen des Staatlichen Museums für Naturkunde im oberjurassischen Nusplinger Plattenkalk der südwestlichen Schwäbischen Alb (Blatt 7819 Meßstetten; weitere Literatur siehe Dietl et al. 1997, 1998).

Belemnitenreste gehören im Nusplinger Plattenkalk nach den Ammoniten und deren Aptychen zu den häufigsten Fossilien. Dies ist bereits ein wesentlicher Unterschied zu vielen bayerischen Plattenkalkvorkommen, in denen Belemniten fast ganz fehlen (z.B. Röper et al. 1996). Sie finden sich in nahezu allen Schichten des Nusplinger Plattenkalks. Die Erhaltung der Belemniten in den Plattenkalken zeigt jedoch im Gegensatz zu normalen Weißjura-Kalken eine Reihe von Besonderheiten.

Schon O. Fraas (1855) beobachtete zwei auffällige Erhaltungsphänomene. Zum einen liegen die Belemnitenrostren nicht immer waagerecht auf den Plattenkalkoberflächen, sondern oftmals sind sie schräg oder sogar senkrecht eingebettet. Außerdem kann man gelegentlich beobachten, daß der proximale Teil des Rostrums in eigentümlicher Weise zertrümmert ist. Temmler (1964, 1966) ging bei seinen sedimentologischen Untersuchungen des Nusplinger Plattenkalks auf diese interessanten biostratinomischen Phänomene nicht ein. Bei den neuen Grabungen wurden bis zum gegenwärtigen Zeitpunkt (Frühjahr 1999) ca. 360 Belemnitenreste erfaßt, wobei zahlreiche weitere, nicht präparationswürdige Exemplare nur im Feldbuch registriert wurden. Die Gesamtzahl der Funde von Belemnitenrostren dürfte sich auf mehr als 1000 Exemplare belaufen. Einige der unten beschriebenen Erhaltungs- und Einbettungsphänomene (Abb. 1) wurden von Schweigert & Dietl (1996) bereits kurz mitgeteilt. Die im Folgenden angegebenen Schichtbezeichnungen beziehen sich auf die von Dietl et al. (1998) publizierten Plattenkalk-Profile.

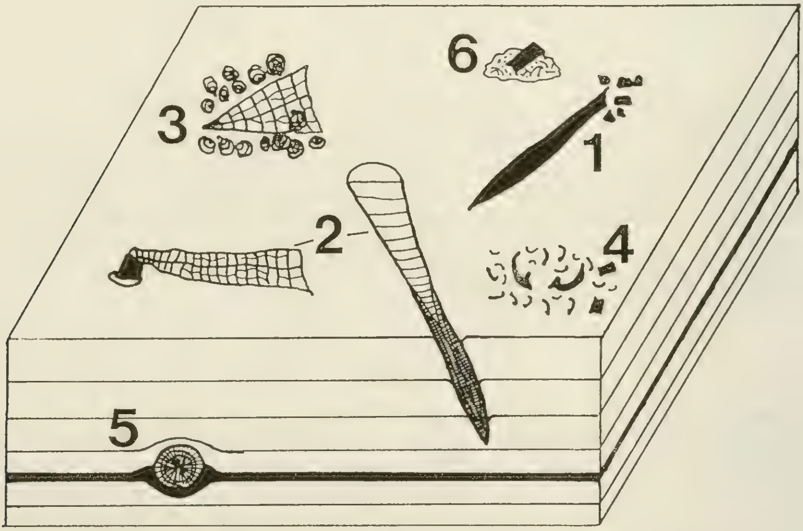


Abb. 1. Übersicht über verschiedene Arten der Erhaltung und Einbettung von Belemniten im Nusplinger Plattenkalk. 1: horizontale Einbettung von Rostren mit zerbissener Alveole; 2: Vertikale bis subvertikale Einbettung von Rostren mit erhaltenem Phragmokon; 3: isolierte Phragmokone mit Muschelbewuchs; 4: Ansammlung von Tentakelhäkchen und Rostrumsplittern als Reste zerbissener Individuen; 5: Einbettung von Rostren auf Silexlage; 6: Rostrumfragmente als Bestandteil phosphatischer Koprolithen.

Abkürzungen im Text:

SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
v. o.	von oben

Dank

Für die Bergung und anschließende Präparation einiger der bearbeiteten Fundstücke und zahlreicher weiterer Belegstücke danke ich herzlich den Herren M. Kapitzke und M. Rieter (beide Stuttgart). Für zahlreiche Diskussionen danke ich insbesondere Herrn Dr. G. Dietl (SMNS). Frau O. Dietl (SMNS) übersetzte freundlicherweise einige Passagen aus russischer Literatur. Die Herren Dr. A. Liebau (Tübingen), Dr. G. Schairer (München), Dr. M. Röper (Solnhofen) sowie H. Leich (Bochum) ermöglichten die Einsicht in Vergleichsmaterial der jeweiligen Sammlungen. Herrn Dr. M. Joachimski (Geol. Inst. Univ. Erlangen) verdanke ich Isotopenanalysen an einem Belemnitenrostrum. Frau R. Harling (Stuttgart) führte einen Großteil der fotografischen Arbeiten aus. Herr Dr. M. Feldmann (Stuttgart) ermöglichte darüber hinaus die Benutzung von Fotoeinrichtungen.

2. Systematik

Ordnung Belemnitida Gray 1849
Unterordnung Belemnitina Zittel 1895
Familie Belemnopseidae Naef 1922

Gattung *Hibolithes* de Montfort 1808

Bemerkungen. – Zur Stabilisierung des gebräuchlichen Gattungsnamens *Hibolithes* wurde von W. Riegraf ein Antrag an die ICZN gestellt, diese Gattung an Stelle von *Hibolithes hastatus* Montfort (nomen dubium) auf die Art *Belemnites semisulcatus* Münster als Typusart zu beziehen (vgl. Schlegelmilch 1998: 82). Bislang liegt jedoch noch keine Entscheidung hierüber vor. Zur Taxonomie von *Hibolithes* vgl. Riegraf et al. (1998: 149, 240).

Hibolithes semisulcatus (Münster)

Taf. 1–4, Taf. 7, Fig. 3

v*1830 *Belemnites semisulcatus.* – Münster, S. 6, Taf. 1, Fig. 1–8, 15.
v 1978 *Hibolithes hastatus* (Blainville). – Barthel, S. 338f., Taf. 49, Fig. 1 [= Lectotypus von *H. semisulcatus*]
v 1981 *Hibolithes (Hibolithes) hastatus hastatus* Montfort, 1808. – Riegraf, S. 81, Taf. 6, Fig. 45–47; Taf. 7, Fig. 55–59. – [Dort ausführliche Synonymie bis zu diesem Zeitpunkt]
v 1981 *Hibolithes (Hibolithes) hastatus semisulcatus* (Münster, 1830). – Riegraf, S. 85, Taf. 6, Fig. 48–49.
v 1981 *Rhaphibelus* aff. *acicula* (Münster, 1830). – Riegraf, S. 103, Abb. 233d, Taf. 7, Fig. 75.
v 1996 *Hibolithes.* - Röper et al., Abb. 75.
1997 *Hibolithes semisulcatus* (Munster, 1830). – Combémorel, Taf. 28, Fig. 11.
v 1997 *Hibolithes semisulcatus* (Münster). – Dietl et al., Taf. 2, Fig. 3.
v 1998 *Hibolithes „hastatus“* (Montfort). – Schlegelmilch, Taf. A, Fig. 3.
v 1998 *Hibolithes semisulcatus* (Münster, 1830). – Schlegelmilch, S. 82, Taf. 18, Fig. 3–5 [Fig. 3 = Lectotypus].
v 1999 *Hibolithes semisulcatus* (Münster). – Schweigert, Abb. 1–2.

Bei den im Nusplinger Plattenkalk auftretenden Belemniten handelt es sich stets um eine einzige Art, *Hibolithes semisulcatus* (Münster). Man findet alle Entwicklungsstadien von wenige Zentimeter kurzen, juvenilen Exemplaren bis hin zu adulten Rostren von etwa 15 cm Länge. Bei dem einzigen von Riegraf (1981) mit Vorbehalt zur Gattung *Raphibelus* gestellten Exemplar aus dem Nusplinger Plattenkalk handelt es sich nach neuerlicher Überprüfung ohne Zweifel lediglich um ein jugendliches Exemplar der Art *H. semisulcatus*. Das Vorkommen einer einzigen Art von Belemniten impliziert, daß auch die im Nusplinger Plattenkalk nicht seltenen Großhaken, die man als *Onychites* bezeichnet, ebenfalls nur einer einzigen Art angehören können, während ENGESER (1987) glaubte, bei den Onychiten drei verschiedene Arten unterscheiden zu können, und daraus auf drei nebeneinander vorkommende *Hibolithes*-Arten schloß, die sich im Bau des Rostrums morphologisch nicht unterscheiden ließen. Auch bei den Onychiten stellt man aber alle Übergänge von juvenilen zu adulten Exemplaren und Übergangsformen zwischen den von ENGESER unterschiedenen Taxa fest (Taf. 6, Fig. 2–5), so daß man davon ausgehen kann, daß es sich doch nur um eine einzige Belemnitenart handelt.

3. Erhaltung der Belemniten im Nusplinger Plattenkalk

3.1. Das Material der Rostren

Die meisten untersuchten Exemplare von *Hibolithes*-Rostren aus dem Nusplinger Plattenkalk sind, wie auch sonst üblich, rein kalzitisch erhalten. Bei manchen Stücken aus besonders bituminösen Lagen in den höheren Plattenkalkabschnitten des Nusplinger Steinbruchs fällt jedoch ein opalisierender Glanz einer oder mehrerer äußerer Lagen auf (Taf. 1, Fig. 4 u. Taf. 2, Fig. 2). Hierbei handelt es sich offenbar um Relikte von Aragonit. Das Vorkommen von primärem Aragonit ist jedoch keineswegs ein Sonderfall des Nusplinger Plattenkalks. Auch in vielen anderen Jura-Schichten Süddeutschlands kommt gelegentlich partielle aragonitische Erhaltung von Belemnitenrostren oder zumindest einiger Lagen davon vor. Beispiele liegen uns vor aus dem Ober-Toarcium (Jurensismergel-Formation), dem Unter-Aalenium (Opalinuston-Formation), dem Callovium (Ornatenton-Formation), aber auch aus verschiedensten Schichten des Weißen Jura. Das Embryonalrostrum vieler Belemniten war ebenfalls nachweislich aragonitisch (vgl. RIEGRAF 1996: 31). Am bemerkenswertesten sind allerdings Rostren von *Neoclavibelus subclavatus* (VOLTZ) aus dem Toarcium/Aalenium-Grenzbereich im Gebiet des Hesselbergs (Abb. 2), bei denen teilweise noch nahezu der halbe Durchmesser des Rostrums aragonitisch erhalten ist, ebenso wie Ammoniten-, Gastropoden- und Muschelschalen aus denselben Schichten.

Der Aragonitanteil kann durch Anfärbung mit Kobaltnitrat sichtbar gemacht werden. Der Grad der Aragoniterhaltung ist bei verschiedenen Exemplaren einer Art aus ein und derselben Schicht durchaus unterschiedlich, so daß der Unterschied wohl auf frühdiagenetischen Prozessen beruht und die Umwandlung daher bereits zu Lebzeiten des Tieres eingesetzt hatte. Das von BANDEL & KULICKI (1988) für artspezifisch gehaltene Phänomen eines aragonitischen Belemnitenrostrums ist somit kein Einzelfall. Bereits früher war gelegentlich Aragonit nachgewiesen worden (SPAETH 1971), oder zumindest wurden gewisse Kristallit-Ultrastrukturen auf das Vorliegen von aragonitischem Material zurückgeführt (BARSKOV 1970). Später wurde diesen Beobachtungen leider keine größere Beachtung mehr geschenkt und alternative Erklärungen, wie ein Wechsel in der Mineralogie und in den Kristallstrukturen bei Schalenregeneration, ins Spiel gebracht. Im allgemeinen wurde jedoch von einem Niedermagnesium-Calcit als normalem primärem Baumaterial des Belemnitenrostrums ausgegangen (SAELEN 1989).

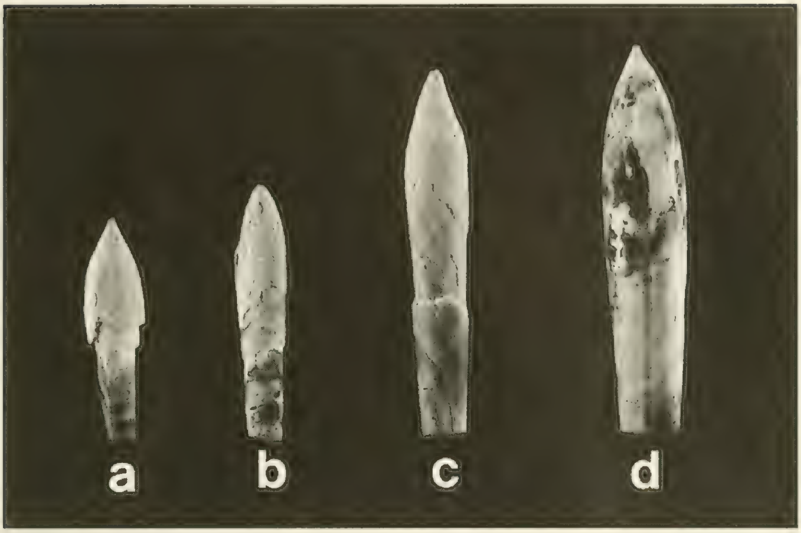


Abb. 2a–d. *Neoclavibelus subclavatus* (Voltz). Rostrum mit partieller Aragonit-Erhaltung. Der Aragonit neigt dazu, abzublättern. Toarcium/Aalenium-Grenzbereich, Opalinuston-Formation, Wittelshofen/Hesselberg (leg. M. Kapitzke); SMNS Inv.-Nr. 63164/43–46. – x1.

Während das ursprünglich aus Aragonit bestehende Material der Phragmokone im Nusplinger Plattenkalk in allen Fällen bei der Diagenese weggelöst worden ist, wurde der Aragonit des Rostrums offenbar stabilisiert und blieb deswegen partiell erhalten. Möglicherweise ist der hohe organische Anteil im Rostrum hierfür verantwortlich, während bei den entsprechend erhaltenen Rostren aus dem Opalinuston der Schutz vor zirkulierenden Porenwässern in der abdichtenden Tonsteinserie eine Umwandlung verhindert haben dürfte.

Bei der beliebten Verwendung von Belemnitenrostren zur Gewinnung von Isotopendaten für die Paläotemperaturbestimmung des Meerwassers (z.B. Fritz 1965; Saelen et al. 1996, dort weitere Literatur) hat man also zwangsläufig mit Verfälschungen durch Diageneseprozesse zu rechnen. Insbesondere Spaeth et al. (1971) warnten bereits eindringlich vor solchen Effekten, die schon innerhalb eines einzigen Belemnitenrostrums zu ganz erheblichen Streuungen der Werte führen können. Will man reproduzierbare Daten gewinnen, sollte man deswegen eigentlich nach Möglichkeit Rostren mit noch erhaltenem Aragonit verwenden (vgl. Jordan & Stahl 1970) oder aber zumindest darauf achten, daß man nur Proben mit demselben Erhaltungszustand miteinander vergleicht.

Die Isotopenanalyse eines weitgehend calcitisch erhaltenen Belemnitenrostrums aus dem Nusplinger Plattenkalk, das aber aus einer vergleichsweise kerogenreichen Lage (Plattenkalk G des Nusplinger Steinbruchs) stammte, ergab folgende Werte:

	Probe 1	Probe 2	Standardabw.
δO^{18}	–0,79	–0,65	±0,02
δC^{13}	0,69	0,75	±0,02

Beide Proben stammen von demselben Belemnitenrostrum; die erste aus der äußersten Schicht des Rostrums, die zweite aus darunterliegenden Schichten. Die meßbaren Abweichungen können zwei verschiedene Ursachen haben, deren jeweiliger Anteil ohne weitere Untersuchungen an zusätzlichem Material nicht mehr auflösbar ist. Möglich sind einerseits ein weiter fortgeschrittener diagenetischer Austausch in den inneren Schichten des Rostrums, falls dieser bereits zu Lebzeiten des Tieres einsetzte, und andererseits ein primärer Unterschied im Einbau der Isotope. Letzterer könnte auf saisonale Schwankungen der Wassertemperatur zurückzuführen sein, wie dies JORDAN & STAHL (1970) bei den aufeinanderfolgenden Septen von Ammoniten nachweisen konnten. Gegenüber den von FRITZ (1965) ermittelten stark schwankenden Sauerstoff-Isotopenwerten von *Hibolithes*-Rostren aus der Acanthicum-Zone sind die Beträge des Nusplinger Rostrums höher, was – vorbehaltlich aller genannter Unwägbarkeiten – für eine niedrigere Wassertemperatur in der mittleren Ulmense-Subzone sprechen würde. Dies wäre für ein vom umgebenden offenen Meer abgeschirmtes Becken etwas überraschend. Man muß jedoch bedenken, daß das untersuchte Belemnitentier wohl nicht in den obersten, stark erwärmten Wasserschichten lebte, was auch durch das Fehlen von Belemnitenrostren in Flachwassersedimenten unterstrichen wird (vgl. S. 14). Eine mit dem Nusplinger Plattenkalk ungefähr altersgleiche Probe von Sirchingen (mittlere Schwäbische Alb) ergab Sauerstoff-Isotopenwerte, die im Vergleich mit dem Nusplinger Rostrum deutlich niedriger liegen (FRITZ 1965: 269), so daß möglicherweise auch mit größeren regionalen Unterschieden zu rechnen ist.

Die Werte für δC^{13} liegen in genau demselben Rahmen, wie sie auch für Weißjurakalke selbst ermittelt worden sind (vgl. FRITZ 1966: 66), so daß also bei der Bildung des Rostrums mit keinen zusätzlichen Anreicherungsvorgängen durch biologische Prozesse zu rechnen ist.

3.2. Horizontale Einbettung des Rostrums

Die horizontale Einbettung kommt bei Nusplinger Belemniten in zwei verschiedenen Versionen vor. In den häufigsten Fällen, insbesondere bei den großen Exemplaren, kann man feststellen, daß der proximale Teil des Rostrums im Bereich der Alveole stark beschädigt ist. Meist liegen im Umkreis des Rostrums kleinere Fragmente verstreut umher (Taf. 1, Fig. 1–4). Bereits O. FRAAS (1855: 83) beobachtete dieses Phänomen und beschrieb es recht treffend, ohne jedoch eine klare Deutung dafür zu geben. Später befaßte sich HÖLDER (1955, 1964) ausführlicher mit diesen Belemniten und deutete den vorliegenden Erhaltungszustand als Bißspuren. Er vermutete die im Nusplinger Plattenkalk ebenfalls gelegentlich auftretenden Holocephalen (Chimären, vgl. HEIMBERG 1949) als mögliche Räuber und Verursacher dieser zerbissenen Belemnitenrostren, da sie ein entsprechendes Knackgebiß hatten.

Die zerbrochenen Teilstücke liegen meist nicht ganz isoliert, sondern noch im Teilverband. Dies deutet darauf hin, daß sie bei der Einbettung noch durch Gewebereste miteinander verbunden waren, von denen jedoch nichts mehr erhalten geblieben ist. Seltener sind Belemniten im massiven Abschnitt des Rostrums zerbrochen und liegen dann abgewinkelt im Sediment (Taf. 2, Fig. 4). Bei sehr kleinen Exemplaren ist diese Erhaltung viel häufiger, sie kommt aber ganz vereinzelt auch bei Stücken mit einem Durchmesser von maximal 10 mm vor. Auch dieser Zustand läßt sich nur durch einen Biß erklären, der naturgemäß bei sehr kleinen Individuen weniger gezielt erfolgte als bei ausgewachsenen Exemplaren. Von spitzen Zähnen herrührende Bißspuren sind, abgesehen von dem unten beschriebenen Fall eines regenerierten Rostrums (vgl. S. 13), nicht vorhanden, so daß man annehmen kann, daß der Biß in der Regel von einem Räuber mit Quetschgebiß ausgeführt worden ist. Nur ausnahmsweise wurden die Rostren der Belemniten vom Räuber mitverzehrt, wie der Einzelfund eines phosphatischen, vermutlich von einem Fisch stammenden Koprolithen zeigt, der noch das Fragment eines Rostrums enthält (Taf. 2, Fig. 6).

Horizontal eingebettete Belemnitenrostren mit erhaltenem Phragmokon (Taf. 2, Fig. 1) sind weitaus seltener als die zerbissenen (die Gründe hierfür siehe unten). Eine solche Erhaltung kommt fast ausschließlich bei juvenilen Exemplaren vor. Bei diesen konnte vermutlich der Auftrieb des Phragmokons das Gewicht des Rostrums weitgehend kompensieren, so daß beide zusammen langsam zum Meeresboden absinken konnten und dort in die horizontale Lage umkippten. Offensichtlich waren sie zu leicht, um in den Kalkschlick eindringen zu können (siehe unten).

Eine Einregelung von Belemnitenrostren ist im Nusplinger Plattenkalk nicht zu beobachten; statt dessen liegt eine statistische Verteilung vor. Mit stärkeren Bodenströmungen ist wohl in den tiefen, abgeschlossenen Plattenkalkwannen ohnehin nicht zu rechnen.

3.3. Schräge bis senkrechte Einbettung des Rostrums

Die häufigste Einbettungsart von Belemnitenrostren im Nusplinger Plattenkalk (ca. 2/3 aller Funde) ist die, bei der das laminierte Sediment schräg oder sogar senk-

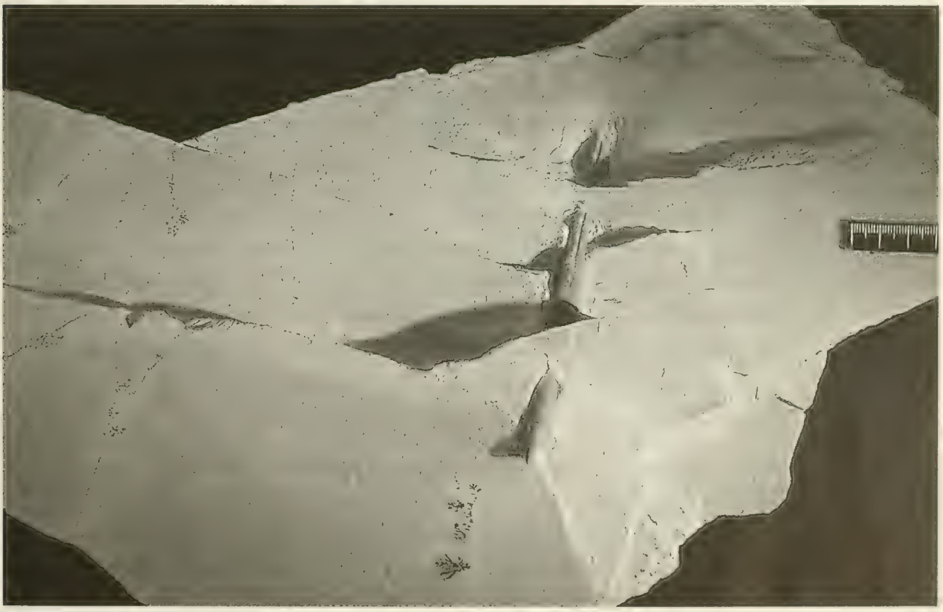


Abb. 3. *Hibolithes semisulcatus* (Münster), schräg eingebettet und dabei mehrere Schichtflächen durchspießend; Blick auf Schichtunterseiten. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 4 (Grabung 1994); SMNS Inv.-Nr. 63478. – Länge des Rostrums 13 cm.

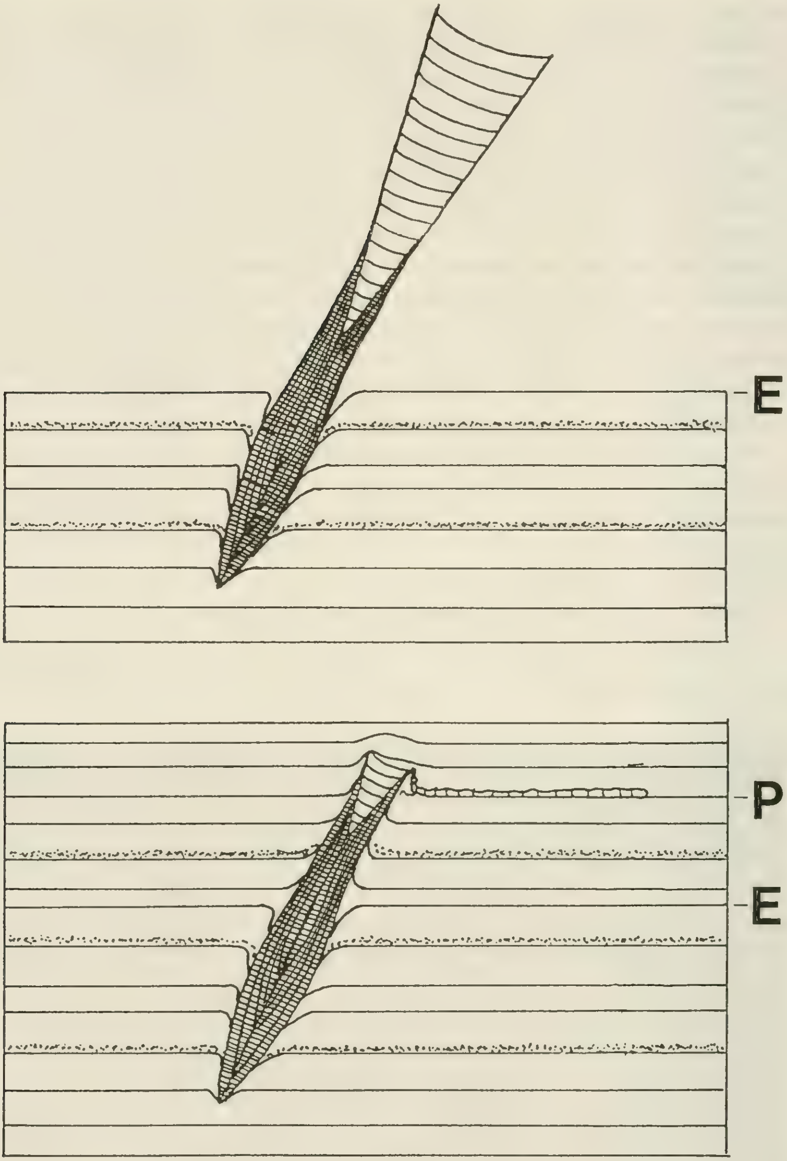


Abb. 4. Prinzip der schrägen bis senkrechten Einbettung von Belemnitenrostren im Nusplinger Plattenkalk. Oben: Situation unmittelbar nach dem Eindringen in das Sediment; unten: Grabungsfundlage. E = Eindringebene des Rostrums, P = Einbettungsebene des Phragmokons. Der Phragmokon befindet sich nicht auf derselben Schicht, in die das Rostrum in das Sediment eingedrungen ist (vgl. Taf. 3).

recht durchspießt wird (Abb. 3). Auch diese Einbettungsart wurde bereits von O. Fraas (1855: 83) beobachtet. Barthel (1978, Abb. 35) veranschaulichte eine Vorstellung, wie es zu der senkrechten Einbettung kam, indem sich das Rostrum mit dem gasgefüllten Phragmokon von driftenden, verwesenden Belemnitenleichen ablöste, wie ein Fesselballon absank und in den weichen Kalkschlick am Meeresboden eindrang. Bis auf einen einzigen Fall steckten alle derartigen Exemplare des Nusplinger Plattenkalks mit der Spitze des Rostrums nach unten im Sediment. Die senkrechte Einbettung kommt ganz überwiegend bei größeren Rostren vor, während juvenile Rostren mit Phragmokon, wie oben erwähnt, eher horizontal eingebettet sind.

Beim Eindringen des Rostrums wurden mehrere Plattenkalklagen deformiert. Das Substrat besaß eine Konsistenz, die einerseits ein mehrere Zentimeter tiefes Eindringen des Rostrums ermöglichte, andererseits aber doch so zäh war, daß dieses in derselben Position steckenblieb. Bei einem suppigen Substrat wären die Rostren widerstandslos in die Horizontale gekippt. Zwischen den einzelnen Plattenkalklagen, im Bereich der Spaltflächen, müssen sich bereits vor deren Deformation durch die hineinspießenden Belemnitenrostren Unstetigkeitsflächen ausgebildet haben, vermutlich während längerer Sedimentationsunterbrechungen. Die maximale Eindringtiefe der Belemnitenrostren in das Sediment hängt von dem Gewicht des Rostrums und von dem Lithifizierungsgrad der bereits abgelagerten Kalkschichten ab und beträgt bis knapp eine halbe Rostrumlänge.

Die schräg oder senkrecht eingebetteten Rostren besitzen mit Ausnahme des einzigen mit dem stumpfen Ende nach unten orientierten Stücks stets noch ihren Phragmokon. Zum Zeitpunkt des Einspießens und eine gewisse Zeit danach muß dieser noch gasgefüllt gewesen sein, ohne daß der Auftrieb auch nur annähernd ausgereicht hätte, das Gewicht des Rostrums zu kompensieren. Das Rostrum wurde dadurch weiterhin in der vertikalen Position gehalten. Der Phragmokon ist nicht in derselben Ebene eingebettet, in der das Rostrum ins Sediment eindrang, sondern erst in höheren Lagen (Abb. 4; Taf. 3, Fig. 1). In einem Fall konnte die vertikale Differenz zwischen der Eindringebene des Rostrums und der Einbettungsebene des Phragmokons mit 14 mm bestimmt werden, woraus sich ein gewisses Maß für die Sedimentationsgeschwindigkeit ergibt. Vermutlich führte eine leichte Sedimentverfüllung im Laufe einiger Sedimentationsereignisse schließlich dazu, daß der zu schwer gewordene Phragmokon vom Rostrum abknickte und zur Seite fiel. Ein Teil des Rostrums ragt stets noch etwas über die Einbettungsebene des Phragmokons hinaus. Die Alveole zerbrach dabei, wobei die Teilstücke teleskopartig zusammengeschoben wurden, was aber nichts mit den zerbissenen Alveolen bei horizontal eingebetteten Belemnitenrostren zu tun hat. Die Plattenkalklaminae, die nach dem Einspießen sedimentiert wurden, sind etwas aufgebogen, was sicherlich im wesentlichen auf die Anlagerung des Sediments an das Rostrum zurückzuführen ist.

3.4. Isolierte Phragmokone

Gelegentlich treten auf Schichtflächen auch isolierte Phragmokone auf (Taf. 4, Fig. 1, 3–6). Sie sind horizontal eingebettet und flachgepreßt. Die Kammerung läßt sich meist noch erkennen. Stets fehlen die ältesten Kammern, die vermutlich in der Alveole des zugehörigen Rostrums verblieben sind. Gemessen an der Länge der Phragmokone ist bei der Gattung *Hibolithes* nur ein sehr kurzer Abschnitt von der Alveole umhüllt, wodurch wohl eine Trennung von Phragmokon und Rostrum erleichtert wird. Sehr häufig finden sich im Umkreis solcher Phragmokone kleine Austern (Taf. 4, Fig. 6). Sie hatten sich offensichtlich entweder direkt am Phragmokon oder an dünnen, nicht erhaltenen Algenfäden angesiedelt. Auf der Oberseite der Phragmokone befinden sich auffälligerweise keine Muscheln. Die gasgefüllten

Phragmokone dürften eine Zeitlang an der Meeresoberfläche getrieben sein, ehe sie wasserdurchlässig wurden und zusammen mit ihrer Fracht absanken. Am Meeresboden fand dann kein weiteres Muschelwachstum mehr statt. Auf Belemnitenrostren selbst findet man im Nusplinger Plattenkalk hingegen, abgesehen von zwei Ausnahmefällen, keinerlei Spuren eines Bewuchses, so daß keine Besiedlung der Phragmokone am Meeresboden im Sinne von Benthos-Inseln inmitten eines besiedlungsfeindlichen Substrats stattgefunden haben kann, wie es von KAUFFMAN (1978) postuliert wurde. Bei den angeblichen Benthos-Inseln handelt es sich teilweise um abgesunkene Flöße von gedriftetem Material (z. B. Ammoniten mit Muschelbesatz), teilweise aber auch um Speiballen oder andere Fraßreste.

Die Belemnitenrostren besitzen darüber hinaus auch keine Anbohrungen, wie man sie bei einem längeren Liegen auf einem Substrat eigentlich erwarten müßte. Die fehlenden Bohrungen ließen sich zwar auch durch ein Einsinken in ein suppiges Substrat im Sinne von MARTILL (1993) erklären, doch zeigen viele andere Phänomene, daß die Sedimentoberflächen häufig von festerer Konsistenz waren, so daß ein Einsinken normalerweise nicht stattfand. Eine Anbohrung der Rostren beim lebenden Tier (SEILACHER 1968) ist damit erst recht auszuschließen. Der von JANICKE (1969, Taf. 9, Fig. 4) abgebildete Fund eines solchen von Cirripediern angebohrten Rostrums aus dem Plattenkalk von Daiting ist sicherlich als Ausnahme zu werten. Das Stück dürfte durch irgendeinen Zufall aus umgebenden Hartgrundbiotopen in den dortigen Plattenkalk eingetragen worden sein. Die oben erwähnten einzigen bei den aktuellen Grabungen gefundenen mit Austern bewachsenen Belemnitenrostren des Nusplinger Plattenkalks (Taf. 4, Fig. 2–3) besaßen beide noch ihren Phragmokon. Aufgrund der sehr geringen Länge der Rostren von weniger als 2 cm dürfte das Gasvolumen im Phragmokon ausgereicht haben, um das Rostrum noch eine Zeitlang in Schwebe zu halten, ehe es dann durch die Auflast der heranwachsenden Austernschälchen bzw. das Entweichen des Gases aus den Kammern des Phragmokons schließlich auf den Meeresboden absank. Gut vergleichbar sind die austernbewachsenen Funde *von Rhaphibelus acicula* (MÜNSTER) und auch von *Hibolithes* (vgl. VIOHL 1998, Abb. 13) im Solnhofener Plattenkalk.

Nur als große Seltenheit fanden sich im Nusplinger Plattenkalk (Egesheimer Steinbruch) isolierte, in ihrer Form an ein Uhrglas erinnernde Kammerscheidewände von Belemniten-Phagmokonen (Taf. 4, Fig. 7). Entsprechende Funde sind auch aus normalen Weißjurakalken bekannt. Schwer zu erklären ist, wie sich die Septen bruchlos von der Wand des Phragmokons lösen konnten, doch muß dieser Vorgang bereits vor der Einbettung stattgefunden haben.

3.5. Reste von Tentakelhaken (Onychiten)

Verhältnismäßig zahlreich treten isolierte Onychiten im Nusplinger Plattenkalk auf (Taf. 6, Fig. 2–5). Angesichts der Menge an Rostren ist allerdings nur eine verschwindend geringe Zahl an Onychiten fossil überliefert worden. Vermutlich liegt dies daran, daß die Rostren in der Regel nicht verschluckt, sondern abgebissen wurden, während die Onychiten mit dem restlichen Weichkörper des Belemnitentiers gefressen und im Verdauungstrakt resorbiert wurden. Die dennoch überlieferten Onychiten sind entweder in kohliger organischer Substanz (ursprünglich wohl Chitin) oder als herausgelöste Hohlräume erhalten; gelegentlich sind letztere sekundär durch Eisenoxide oder andere Mineralien (Manganoxide, Kalzit) ausgefüllt.

Onychiten aus dem Nusplinger Plattenkalk wurden erstmals von O. FRAAS (1855) beschrieben. Neuerdings wurden die Onychiten des Schwäbischen Juras einer Revision unterzogen (ENGESER 1987). Dabei wurden aus dem Nusplinger Plattenkalk drei verschiedene Arten unterschieden (*O. barbatus, O. fraasii, O. quenstedti*). Wie aus der Variablität des gesamten vorliegenden Materials aus dem Nusplinger Plattenkalk ersichtlich ist, gehören alle Exemplare dieser verschiedenen „Formspezies" lediglich zu einer einzigen biologischen Belemnitenart. Zusätzlich müßte hier eigentlich auch noch die Art *Onychites rostratus* QUENSTEDT einbezogen werden, denn diese Art aus dem Unter-Kimmeridgium läßt sich ebenfalls nur mit der Belemnitenart *Hibolithes semisulcatus* (MÜNSTER) in Verbindung bringen.

Der älteste verfügbare Name, der vor den anderen Priorität besitzt, ist *Onychites barbatus*. Diese Art war aber nicht, wie fälschlicherweise von ENGESER (1987) angegeben wurde, von QUENSTEDT (1857), sondern bereits von O. FRAAS (1855) als *Onychoteuthis barbata* aufgestellt worden. Bei dem von ENGESER (1987) irrtümlich als Lectotypus designierten Exemplar handelt es sich lediglich um einen Topotypus, der nicht aus der ursprünglichen Syntypen-Serie stammt. O. FRAAS faßte die Art sehr weit und gab eine Syntypen-Serie mit Material aus dem Lias, dem tieferen Malm sowie einem näher beschriebenen Stück aus dem Nusplinger Plattenkalk an. Aus dieser Serie ist nur noch das Nusplinger Belegstück erhalten geblieben und anhand der Beschreibung und Etikettierung eindeutig identifizierbar. Auf diesem Handstück sind 8 Exemplare von Onychiten enthalten, die aufgrund ihrer Größe 4 Paaren zugerechnet werden können. Aus diesen wäre folglich ein Lectotypus auszuwählen. Wir schlagen vor, das mit einem Pfeil gekennzeichnete Exemplar auf Taf. 5, Fig. 3 als Lectotypus der Art *Onychites barbatus* (O. FRAAS) zu betrachten. Im streng zoologischen Sinne stellt das Taxon *Onychites barbatus* eigentlich ein jüngeres Synonym von *Hibolithes semisulcatus* (MÜNSTER) dar.

Die Gesteinsplatte von O. FRAAS läßt bei Streiflicht neben den paarigen Großhaken auch noch mehrere Kleinhaken erkennen, die als kalzitische Hohlraumfüllungen erhalten sind (Taf. 5, Fig. 2). Sie wurden in der Originalbeschreibung jedoch nicht erwähnt, so daß der Artname *O. barbatus* sicherlich nicht, wie noch von RIEGRAF (1995a: 139) angegeben wurde, auf die in der Regel eine ganze Dimension kleineren und funktionell-anatomisch sicherlich hiervon verschiedenen Häkchen der Gattung *Paraglycerites* EISENACK beziehbar ist (vgl. auch KULICKI & SZANIAWSKI 1972).

Bei den neuen Grabungen kamen nun weitere Funde zum Vorschein, die den rätselhaften FRAAS'schen Altfund erklären helfen. Bei einem Stück liegt ein Onychiten-Paar mit zahlreichen organisch erhaltenen Kleinhaken zusammen (Taf. 6, Fig. 1). Auch ein Abdruck eines Rostrum-Bruchstücks und weiterer Splitter, die aus dem Bereich der Alveole stammen dürften, befinden sich inmitten der Häkchen. Wahrscheinlich stammen auch diese Reste nicht nur von einem Belemnitentier, sondern von einem größeren und einem sehr kleinen Individuum. Neben einem der beiden gleich großen Onychiten liegt nämlich noch ein weiterer, wesentlich kleinerer. Ein anderes Stück (Taf. 7, Fig. 1) zeigt genau wie das FRAAS'sche mehrere größere Onychitenpaare inmitten zahlreicher gut erhaltener Kleinhäkchen. Die Fundsituation läßt ausschließen, daß es sich um zufällige Zusammenschwemmungen handelt. Ein sehr kleines, schräg eingebettetes Belemnitenrostrum (Taf. 2, Fig. 6) wurde zusammen mit einer Ansammlung von Kleinhäkchen gefunden, doch fehlen diesem Exemplar die zugehörigen Onychiten. Es dürfte sich bei diesem Fund um den Fraßrest eines Belemnitentieres handeln, der freilich nicht die Qualität der aus dem Posidonienschiefer beschriebenen Stücke (Urlichs & Reitner 1983; Riegraf & Hauff 1983) erreicht. Außerdem kamen als Seltenheit Anreicherungen von Kleinhäkchen ohne Onychiten oder andere Reste von Belemniten-Hartteilen zum Vorschein (Taf. 7, Fig. 6; Taf. 8, Fig. 2).

Bei diesen Anreicherungen sowie bei den Resten mit mehreren Onychitenpaaren handelt es sich um Speiballen, deren Verursacher bislang unbekannt geblieben sind. Im Prinzip kommen Krokodile, Ichthyosaurier, Plesiosaurier und gewisse Fische in Frage (Rieber 1970; Böttcher 1989; Wahl 1998), da man im Posidonienschiefer und anderen vergleichbaren Fossillagerstätten in deren Mägen Belemnitenhäkchen nachweisen konnte. Im Nusplinger Plattenkalk konnten Ichthyosaurier und Plesiosaurier bislang noch nicht nachgewiesen werden, so daß Meereskrokodile (*Geosaurus*, *Dakosaurus*) oder größere Raubfische als potentielle Belemnitenfresser anzunehmen sind. Völlig isolierte „*Paraglycerites*“-Kleinhäkchen sind nur ganz ausnahmsweise zu finden. Sie dürften jedoch in oxidiertem und herausgelöstem Zustand, wie es in den tieferen Plattenkalklagen des Egesheimer Steinbruchs der Fall ist, auf den hellen Gesteinsplatten kaum noch zu erkennen sein.

Obwohl man also damit rechnen muß, daß die häufigen Belemnitentiere der Nusplinger Plattenkalk-Wannen die Beute von verschiedenen Freßfeinden waren, so zeigen die Erhaltungsweisen doch eine einheitliche Fangstrategie der Räuber. Die Belemnitentiere wurden dabei bevorzugt im Bereich des Phragmokons gebissen, so daß der hintere Körperteil mit dem Rostrum abgetrennt wurde und auf den Meeresgrund absank. Bedingt durch die Fluchtbewegung der Belemniten, erfolgte der Biß nicht immer perfekt an dieser Stelle, so daß öfters auch noch die Alveole oder sogar das Rostrum selbst zerknackt wurde. Der Weichkörper des Tieres wurde gefressen und der nicht verdauliche Anteil aus Onychiten, Kleinhäkchen, Phrakmokonresten und Splittern des Rostrums manchmal als Speiballen wieder ausgewürgt.

4. Aspekte zum Bau des Belemnitentiers

Durch das Zusammenvorkommen mit Rostrum-Resten und Onychiten ist die Zugehörigkeit der kleinen Teuthoideen-Häkchen zur Belemnitengattung *Hibolithes* erwiesen. Diese Kleinhäkchen besitzen in keinem Fall die seitlichen Nebenspitzen, wie sie von Riegraf (1995, 1996) für Belemnitentiere als charakteristisch gehalten wurden und bei manchen – allerdings nicht allen – der vollständigen Belemnitentiere aus dem Posidonienschiefer auch gefunden worden sind (Urlichs & Reitner 1983; Riegraf & Hauff 1983).

Ein Vergleich mit *Acanthoteuthis*-Armkronen aus dem Solnhofener Plattenkalk ergab keine signifikanten Unterschiede zwischen manchen *Acanthoteuthis*-Kleinhäkchen (Taf. 7, Fig. 2; Taf. 8, Fig. 1; Taf. 9, Fig. 3) und den Kleinhäkchen bei *Hibolithes* (Taf. 8, Fig. 2; Taf. 9, Fig. 3). Die *Acanthoteuthis*-Armkronen sind jedoch noch niemals zusammen mit Onychiten gefunden worden. Dies, wie auch die Seltenheit von Belemnitenrostren, spricht zunächst gegen eine bereits häufiger geäußerte (Angermann 1902; Naef 1922; Frickhinger 1994), aber noch nie schlüssig bewiesene Zusammengehörigkeit von *Hibolithes* und *Acanthoteuthis*. Gegen eine solche Zusammengehörigkeit sollen nach Engeser & Reitner (1981: 538) auch Unterschiede in der Form des Proostrakums sprechen. Der Fund eines vollständigen *Hibolithes*-Tieres steht allerdings noch aus, denn der von Engeser & Reitner (1981, Abb. 6) so bezeichnete Fund eines Rostrums mit Phragmokon und Proostrakum, aber ohne Armkrone kann keinesfalls als solcher gewertet werden. Andererseits muß damit gerechnet werden, daß sich unter den als „*Acanthoteuthis*" bestimmten Armkronen oder sogar unter vollständigeren Funden des Solnhofener Plattenkalks manchmal durchaus auch echte Belemnitentiere verbergen dürften. Dies gilt etwa für das in München aufbewahrte Original zu ANGERMANN (1902), das von LEICH (1978, Abb. S. 53) und FRICKHINGER (1994, Abb. 125) abgebildete Exemplar sowie auch für ein in der Sammlung des Bürgermeister-Müller-Museums in Solnhofen befindliches Stück. Bemerkenswert ist bei diesen Exemplaren neben der mit *Hibolithes* übereinstimmenden Form der Fanghäkchen auch der identische Öffnungswinkel des Phragmokons. Diese Problematik läßt sich jedoch nur mit einer Revision des *Acanthoteuthis*-Materials klären, was den Rahmen vorliegender Arbeit sprengen würde.

Trotz der vielen zerbissenen Rostren blieben äußerlich erkennbare pathologische Erscheinungen bei Belemniten aus dem Nusplinger Plattenkalk eine Ausnahme. Lediglich in einem einzigen Fall fand sich ein Rostrum, das offensichtlich abgebissen worden war und anschließend wieder regeneriert wurde. Das bemerkenswerte Stück wurde bereits gesondert beschrieben (SCHWEIGERT 1999). Der distale Teil dieses Rostrums ist merkwürdig kallusartig aufgetrieben, wobei dessen innerer Strukturaufbau offensichtlich abweicht, denn der regenerierte Abschnitt besitzt eine deutlich hellere Färbung als das ursprüngliche Rostrum. Strukturveränderungen bei regenerierten Molluskenschalen sind durchaus nichts Ungewöhnliches (SAELEN 1989). Die Oberfläche des regenerierten Abschnitts ist von zahlreichen unregelmäßigen Längsriefen überzogen, bei denen es sich um spätere Bißspuren handeln dürfte (vgl. RIEGRAF 1973). Das Stück beweist immerhin, daß ein Belemnitentier eine gewisse Zeitlang ohne komplettes Rostrum überleben konnte, aber bestrebt und von seiner Organisation her auch in der Lage war, dieses zu regenerieren.

5. Paläoökologische Betrachtungen

Die Häufigkeit von Belemnitenrostren in unterschiedlichen Arten der Erhaltung, darunter insbesondere von zerbissenen, und das Vorkommen unterschiedlichster Altersstadien zeigt an, daß die Plattenkalkwannen bei Nusplingen einen Lebensraum der Belemnitentiere darstellten. Auch die Tentakelhaken (Onychiten) sind im Nusplinger Plattenkalk gegenüber normalen Jurakalken wesentlich häufiger, was wiederum für die Autochthonie des Einbettungsorts in Bezug zum Lebensraum spricht. Die Belemniten dürften neben den Ammoniten zu den bevorzugten Beutetieren größerer Räuber gehört haben. Die senkrecht eingebetteten Rostren sprechen dafür, daß die Belemnitentiere eher in etwas höheren Wasserschichten lebten (vgl. SAELEN et al. 1996), während man eine rein bodenbezogene Lebensweise wegen fehlender Spuren am Meeresboden und den dort anzunehmenden lebensfeindlichen Bedingungen sicher ausschließen kann.

Interessant ist der Vergleich mit den untertithonischen Plattenkalken der südlichen Frankenalb, in denen Belemniten im Vergleich zu anderen Tintenfischverwandten zu den größten Seltenheiten gehören. Im eigentlichen Solnhofener Plattenkalk treten Belemnitenrostren stark zurück; Onychiten wurden bis jetzt überhaupt noch nicht nachgewiesen. Bei dem von BARTHEL (1968, Taf. 50, Fig. 2) abgebildeten Stück von Kelheim handelt es sich nach eigener Überprüfung um einen Fischknochen, bei dem von FRICKHINGER (1994, Abb. 138) abgebildeten Exemplar um den Kopfstachel einer

Chimäre. Der Ablagerungsraum des Solnhofener Plattenkalks kann deswegen im Gegensatz zu den Nusplinger Plattenkalkwannen sicher nicht als Lebensraum von Belemnitentieren angesehen werden, sondern es wurden dort nur tote Individuen gelegentlich eingeschwemmt. Möglicherweise ist die küstennähere paläogeographische Position des Solnhofener Plattenkalks gegenüber dem Nusplinger Plattenkalk die Ursache für diesen Unterschied. Belemnitenrostren der Art *Hibolites semisulcatus* treten außerdem in eindeutig flach- bis flachstmarinen Faziesräumen, wie in den Korallenkalken der Ostalb oder in gezeitenbeeinflußten Laminiten wie dem Kolbinger Plattenkalk stark zurück bzw. fehlen im letztgenannten Fall sogar vollständig. Auch in den ausgesprochen flachmarinen Laminiten von Brunn bei Regensburg (Röper et al. 1996) gehören Belemnitenrostren zu den Seltenheiten, oder sie konnten bislang überhaupt noch nicht nachgewiesen werden, wie im Plattenkalk von Hienheim bei Kelheim (Röper & Rothgaenger 1998). Häufiger sind Belemnitenrostren nur im untertithonischen Plattenkalk von Daiting (Janicke 1969: 151), der nicht nur dieselben Einbettungsphänomene bei Belemniten wie der Nusplinger Plattenkalk aufweist, sondern der auch sedimentologisch manche Parallele zeigt.

6. Aussagen zur Sedimentation und Diagenese des Nusplinger Plattenkalks

Die senkrechten oder schräg im Sediment steckenden Belemnitenrostren geben Hinweise auf die Konsistenz des Sediments und auch auf die Sedimentationsgeschwindigkeit. Sägt man ein senkrecht im Plattenkalk steckendes Belemnitenrostrum auf, so kann man an der Anlagerung der einzelnen Plattenkalklaminae exakt die Schichtfläche feststellen, die den Meeresboden bildete, als das Rostrum in den Kalkschlamm eingedrungen ist (Abb. 3, 4; Taf. 3, Fig. 1). Unterhalb dieser Schicht sind die Plattenkalklaminae nach unten gebogen. Oberhalb der Eindringschicht wurde der Einschlagtrichter um das Rostrum zunächst aufgefüllt, dann erscheinen die Laminae durch Anlagerung des Sediments aufgeschleppt. Der ursprünglich gasgefüllte Phragmokon sollte sich nun in der Ebene befinden, in der das Rostrum in das Sediment eindrang, wenn man davon ausgeht, daß ein längerer Zeitraum zwischen einzelnen Sedimentationsereignissen lag. Dies ist jedoch nicht der Fall, vielmehr findet man den noch am Rostrum befindlichen Phragmokon einige Lagen höher in einer Vertikaldistanz von bis zu etwa 1,4 cm. Diese Sedimentmächtigkeit wurde also in einem Zeitraum abgelagert, als der Phragmokon noch teilweise gasgefüllt war. Man muß daraus wohl schließen, daß dieses Sediment sehr rasch abgelagert wurde und anschließend kaum eine Kompaktion stattfand. Freilich bedeutet dies nicht zwangsläufig, daß die Sedimentation der Gesamtmächtigkeit des Nusplinger Plattenkalks kontinuierlich in diesem raschen Tempo ablief. Vielmehr ist immer wieder mit längeren Sedimentationsunterbrechungen zu rechnen, bei denen dann das Sediment verfestigt wurde und entwässerte (Synäresestrukturen auf Plattenoberflächen). Während solcher Phasen dürften Belemnitenrostren vorwiegend horizontal eingebettet worden sein. Daß der Kalkschlick kaum noch kompaktiert wurde, zeigt neben der Belemniteneinbettung auch das Auftreten von oberflächlichen Spuren (vgl. Schweigert 1998) sowie die Bildung von Gleitfalten innerhalb des Profils (Dietl et al. 1998). Dies deutet auf ein korngestütztes, wenig kompaktierbares Gefüge. Ein suppiges Substrat, wie es beispielsweise von Martill (1993) für die Fossillagerstätte des Posidonienschiefers gefordert worden ist, kann also für den Nusplinger Plattenkalk, zumindest für die bisher intensiver untersuchten tieferen Profilabschnitte, weitgehend ausgeschlossen werden. Die Kollabierung der Ammonitengehäuse im Nusplinger Plattenkalk zeigt, daß sich noch eine erhebliche Auflast unverfestigten Sediments bilden konnte, ein Hinweis auf relativ spät einsetzende Zementation.

In den tieferen Plattenkalkabschnitten, die im Egesheimer Steinbruch erschlossen sind, treten mehrere bis maximal 2 Millimeter mächtige, horizontbeständige Silexlagen auf. In einigen Fällen lagen direkt auf solchen Silexlagen horizontal eingebettete Belemnitenrostren. Im Querbruch ist bei diesen zu erkennen, daß die Belemniten ein Stück in diese Kiesellagen hineingedrückt sind, so daß sich um das Rostrum herum ein leichter Silexwulst bildete. Hieran ist ersichtlich, daß es sich bei diesen Silexlagen nicht um spätdiagenetische Bildungen innerhalb des Sediments handeln kann, die sich sonst um die Belemniten und andere Fossilreste herum abgeschieden haben müßten, sondern um oberflächliche Silexausfällungen. Innerhalb des Sediments entstandene und bei der Diagenese vollständig kompaktierte Kieselknollen kommen jedoch ebenfalls vor. Sie scheinen zwar horizontbeständig zu sein, bilden aber keine durchgehende Lage. Sie haben sich bevorzugt um organische Reste herum abgeschieden, die wohl entsprechende Keime oder ein besonderes biochemisches Milieu erzeugten, das die Silexausfällung förderte.

Die einzigen Schichten des Nusplinger Plattenkalks, in denen überhaupt keine Belemnitenrostren gefunden wurden, sind die höheren Abschnitte der gradierten Turbiditbänke. Bei der Entstehung dieser Lagen als Trübeströme, die in die Plattenkalkwannen hineinglitten, reicherten sich die Belemnitenrostren aufgrund ihrer höheren Dichte in der Grobfraktion an. Dies gilt auch für den Plattenkalk E (nach Aldinger 1930), bei dem es sich eigentlich um einen Tempestit handelt. In der schräggeschichteten Feinfraktion dieses Tempestits lagerte sich ausschließlich die Schwebfracht ab, darunter neben zahlreichen gut erhaltenen Pflanzenresten auch ein einzelner isolierter Belemniten-Phragmokon (Taf. 4, Fig. 5).

7. Literatur

Aldinger, H. (1930): Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen Weißen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Cbl. Mineral. Geol. Paläont., B, **1930**: 257–267, 6 Abb.; Stuttgart.

Angermann, E. (1902): Über das Genus A*canthoteuthis* Münst. aus den lithographischen Schiefern in Bayern. – N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., Beil.-Bd., **15**: 205–230, 1 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

Bandel, K., Engeser, T. & Reitner, J. (1984): Die Embryonalentwicklung von *Hibolithes* (Belemnitida, Cephalopoda). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **167**: 275–303, 29 Abb.; Stuttgart.

Bandel, K. & Kulicki, C. (1988): *Belemnoteuthis polonica*: A Belemnite with an Aragonitic Rostrum. – *In*: Wiedmann, J. & Kullmann, J. (Hrsg.): Cephalopods – Present and Past. 303–316, 31 Abb.; Stuttgart (Schweizerbart).

Barskov, J. S. (1970): Structure of the belemnitid rostrum. – Palaeont. Zhournal, 1970/4: 110–112, 2 Abb.; Moskwa. – [Russisch]

Barthel, K. W. (1978): Solnhofen. Ein Blick in die Erdgeschichte. 393 S., 16+64 Taf., 50 Abb.; Thun (Ott).

Böttcher, R. (1989): Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **155**: 1–19, 19 Abb.; Stuttgart.

Combémorel, R. (1997): Bélemnites. – *In*: Cariou, E. & Hantzpergue, P. (Hrsg.): Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen: zonations palallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. – Bull. Centre Rech. Elf Explor. Proc., Mém., **17**: 157–162, 2 Taf., 4 Tab.; Pau.

DIETL, G., DIETL, O., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ILG, A. & HUGGER, R. (1997): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1996. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **153**: 185–203, 6 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M. & RIETER, M. (1995): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura zeta) der Schwäbischen Alb. – Fossilien, **1995**: 170–174, 9 Abb.; Korb (Goldschneck).

DIETL, G., SCHWEIGERT, G., FRANZ, M. & GEYER, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **265**: 1–37, 3 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

ENGESER, T. (1987): Neubearbeitung der von F. A. QUENSTEDT (1856–57) aus dem Schwäbischen Jura beschriebenen Belemniten-Großhaken (Mega-Onychiten). – Berliner geowiss. Abh., A, **86**: 3–21, 2 Taf., 2 Abb.; Berlin.

ENGESER, T. & REITNER, J. (1981): Beiträge zur Systematik von phragmokontragenden Coleoiden aus dem Untertithon (Malm zeta, „Solnhofener Plattenkalk") von Solnhofen und Eichstätt (Bayern). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1981**: 527–545, 11 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

FRAAS, O. (1855): Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **11**: 76–107, 1 Taf.; Stuttgart.

FRICKHINGER, K. A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 S., 600 Abb.; Korb (Goldschneck).

FRITZ, P. (1965): O^{18}/O^{16}-Isotopenanalysen und Paläotemperaturbestimmungen an Belemniten aus dem Schwäbischen Jura. – Geol. Rdsch., **54**: 261–269, 1 Abb.; Berlin.

– (1966): Zur Diagenese von Dolomit und zuckerkörnigem Kalk im Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg) – Mikroskopische Untersuchungen und Isotopenanalysen. – Arb. geol.-paläont. Inst. T.H. Stuttgart, N. F., **50**: 1–104, 9 Taf., 10 Abb., 11 Tab.; Stuttgart.

HEIMBERG, G. (1949): Neue Fischfunde aus dem Weissen Jura zeta von Württemberg. – Palaeontographica, A, **97**: 75–98, 4 Taf., 10 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

HÖLDER, H. (1955): Belemniten und Ammoniten als Beutetiere. – Aus der Heimat, **63**: 88–92, 6 Abb., Öhringen.

– (1964): Jura. – Handbuch der Stratigraphischen Geologie, **4**, XV+603 S., 158 Abb., 43 Tab.; Stuttgart (Enke).

JANICKE, V. (1969): Untersuchungen über den Biotop der Solnhofener Plattenkalke. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **9**: 117–181, 5 Taf., 21 Abb.; München.

JORDAN, R. & STAHL, W. (1970): Isotopen-Paläotemperatur-Bestimmungen an jurassischen Ammoniten und grundsätzliche Voraussetzungen für diese Methode. – Geol. Jb., **89**: 33–62, 9 Abb.; Hannover.

KAUFFMAN, E. (1978): Short-lived benthic communities in the Solnhofen and Nusplingen limestones. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1978**: 717–724, 3 Abb.; Stuttgart.

KULICKI, C. & SZANIAWSKI, H. (1972): Cephalopod arm hooks from the Jurassic of Poland. – Acta palaeont. Polonica, **17**: 379–415, 7 Taf., 9 Abb.;Warszawa.

LEICH, H. (1968): Nach Millionen Jahren ans Licht. 180 S., zahlr. Abb.; Thun & München (Ott).

MARTILL, D. M. (1993): Soupy Substrates: A Medium for the Exceptional Preservation of Ichthyosaurs of the Posidonia Shale (Lower Jurassic) of Germany. – Kaupia, **2**: 77–97, 5 Taf., 14 Abb., 1 Tab.; Darmstadt.

MÜNSTER, G. GRAF ZU (1830): Bemerkungen zur näheren Kenntnis der Belemniten. 18 S., 2 Taf.; Bayreuth (Birner).

NAEF, A. (1922): Die fossilen Tintenfische.VI+322 S., 101 Abb.; Jena (Fischer).

QUENSTEDT, F. A. (1856–1857): Der Jura. 842 S., 100 Taf., 45 Abb.; Tübingen (Laupp).

RIEBER, H. (1970): *Phragmoteuthis*? *ticinensis* n. sp., ein Coleoidea-Rest aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). – Paläont. Z., **44**: 32–40, 2 Taf., 3 Abb.; Stuttgart.

RIEGRAF, W. (1973): Bißspuren auf jurassischen Belemnitenrostren. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1973**: 494–500, 10 Abb.; Stuttgart.

– (1981): Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. – Palaeontographica, A, **173**: 64–139, 5 Taf., 67 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

– (1995): Cephalopoda dibranchiata fossiles (Coleoidea). – *In*: WESTPHAL, F. (Hrsg.): Fossilium Catalogus. I. Animalia, **133**, 411 S.; Amsterdam & New York (Kugler). – [1995a]

– (1995): Radiolarien, Diatomeen, Cephalopoden und Stratigraphie im pelagischen Campanium Westfalens (Oberkreide, NW-Deutschland). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **197**: 125–200, 22 Abb., 2 Tab.; Stuttgart. – [1995b]

– (1996): Belemniten-Fanghäkchen (Cephalopoda, Coleoidea) aus der Psilonotenbank (Unterer Jura, tiefstes Hettangium) von Südwestdeutschland. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **239**: 1–38, 10 Abb.; Stuttart.

RIEGRAF, W. & HAUFF, R. (1983): Belemnitenfunde mit Weichkörper, Fangarmen und Gladius aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) und Unteraalenium (Opalinuston) Südwestdeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **165**: 466–483, 5 Abb.; Stuttgart.

RIEGRAF, W. & SCHMITT-RIEGRAF, C. (1995): Mandibula fossiles ammonitorum et nautilorum (Rhyncholithi et rhynchoteuthes, excl. aptychi et anaptychi). – *In*: WESTPHAL, F. (Hrsg.): Fossilium Catalogus. I. Animalia, **134**, 219 S., 43 Taf.; Amsterdam & New York (Kugler).

RIEGRAF, W., JANSSEN, N. & SCHMITT-RIEGRAF, C. (1998): A. Cephalopoda dibranchiata fossiles (Coleoidea). – *In*: WESTPHAL, F. (Hrsg.): Fossilium Catalogus. I. Animalia, **135**: 5–512; Amsterdam & New York (Kugler).

RÖPER, M. & ROTHGAENGER, M. (1998): Die Plattenkalke von Hienheim (Landkreis Kelheim). 110 S., 8 Taf., 156 Abb.; Eichendorf (Eichendorf-Verlag).

RÖPER, M., ROTHGAENGER, M. & ROTHGAENGER, K. (1996): Die Plattenkalke von Brunn (Landkreis Regensburg). 102 S., 10 Taf., 126 Abb.; Eichendorf (Eichendorf-Verlag).

SAELEN, G. (1989): Diagenesis and construction of the belemnite rostrum. – Palaeontology, **32**: 765–798, 4 Taf.; Oxford.

SAELEN, G., DOYLE, P. & TALBOT, M. R. (1996): Stable-Isotope Analyses of Belemnite Rostra from the Whitby Mudstone Fm., England: Surface Water Conditions during Deposition of a Marine Black Shale. – Palaios, **11**: 97–117, 8 Abb., 5 Tab.; Tulsa/Oklahoma.

SCHLEGELMILCH, R. (1998): Die Belemniten des süddeutschen Jura. VI+151 S., 20+2 Taf., 23 Abb., 6 Tab.; Stuttgart, Jena, Lübeck & Ulm (Fischer).

SCHWEIGERT, G. (1998): Die Spurenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **262**: 1–47, 10 Taf., 7 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

– (1999): Belemniten-Schicksale im Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Schwäbische Alb). – Fossilien, **1999**: 123–125, 2 Abb.; Korb.

SCHWEIGERT, G. & DIETL, G. (1996): Erhaltung und Einbettung von Belemniten im Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Schwäbische Alb). – Terra Nostra, **96/6**: 85; Köln.

SEILACHER, A. (1968): Swimming habits of belemnites recorded by boring barnacles. – Palaeobiology, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **4**: 279–285, 5 Abb.; Amsterdam.

SPAETH, C. (1971): Aragonitische und calcitische Primärstrukturen im Schalenbau eines Belemniten aus der englischen Unterkreide. – Paläont. Z., **45**: 33–40, 3 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

SPAETH, C., HOEFS, J. & VETTER, U. (1971): Some aspects of isotopical composition of belemnites and related 'paleotemperatures'. – Bull. geol. Soc. Amer., **82**: 3139–3150, 13 Abb., 3 Tab.; Boulder/Colorado.

TEMMLER, H. (1964): Über die Schiefer- und Plattenkalke des Weißen Jura der Schwäbischen Alb. – Arb. geol. Inst. TH Stuttgart, N.F., **43**: 1–106, 24 Taf., 18 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

– (1966): Über die Nusplinger Fazies des Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg). – Z. Dtsch. geol. Ges., **116**: 891–907, 5 Taf., 4 Abb.; Hannover.

URLICHS, M. & REITNER, J. (1983): Echte Weichteilbelemniten aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) Südwestdeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **165**: 450–465, 6 Abb.; Stuttgart.

VIOHL, G. (1998): Die Solnhofener Plattenkalke – Entstehung und Lebensräume. – Archaeopteryx, **16**: 37–68, 1 Taf., 24 Abb.; München.

WAGENPLAST, P. (1972): Ökologische Untersuchung der Fauna der Bank- und Schwammfazies des Weißen Jura der Schwäbischen Alb. – Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N.F., **67**: 1–99, 18 Taf., 10 Abb., 5 Tab.; Stuttgart.

WAHL, W. (1998): Description and identification of fossil coleoid hooks from the Upper Redwater Shale (Lower Oxfordian) of the Sundance Formation (Jurassic) of Wyoming. – 5th Int. Symp. Jurassic System, Vancouver 1998, Abstracts and Program, S. 93; Vancouver.

Anschrift des Verfassers:

Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

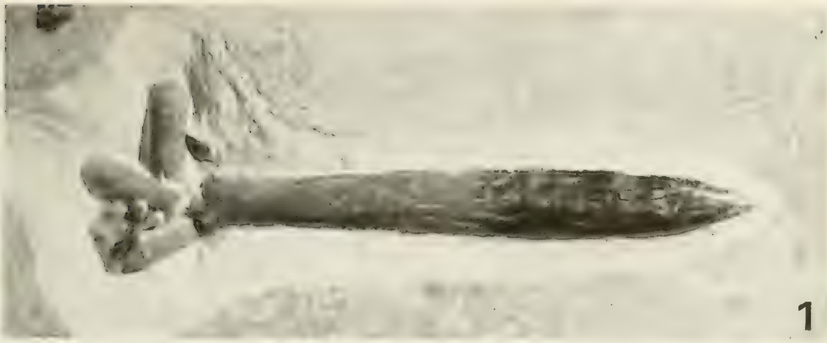
Tafel 1

Fig. 1. *Hibolithes semisulcatus* (Münster), im Alveolenbereich zerbissen. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, unhorizontiert (Grabung 1993); SMNS Inv.-Nr. 63351. – x1.

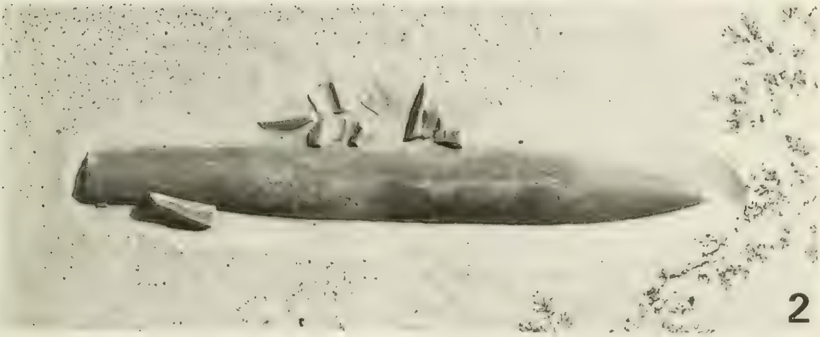
Fig. 2. *Hibolithes semisulcatus* (Münster), zerbissen. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 25–35 cm v. o. (Grabung 1998); SMNS Inv.-Nr. 63601. – x1.

Fig. 3. *Hibolithes semisulcatus* (Münster), im Alveolenbereich zerbissen. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 70–75 cm v. o. (Grabung 1996); SMNS Inv.-Nr. 63604. – x1.

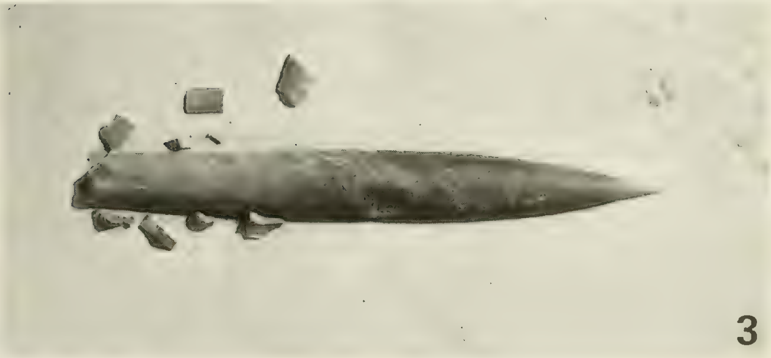
Fig. 4. *Hibolithes semisulcatus* (Münster), im Alveolenbereich zerbissen, in partiell aragonitischer Erhaltung; kurz vor der Spitze tektonisch zerschert. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 75–78 cm v. o. (Grabung 1996); SMNS Inv.-Nr. 63583. – x1.



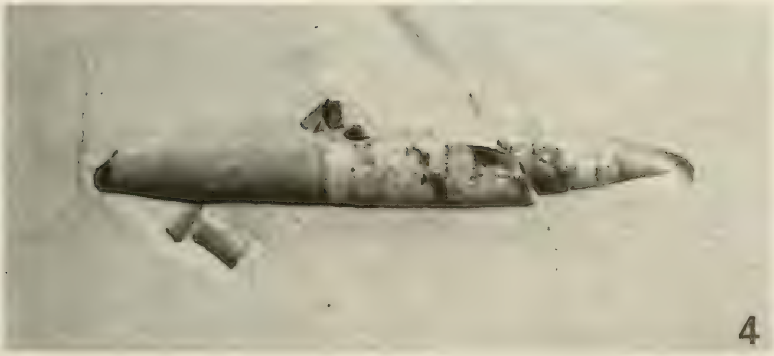
1



2



3



4

Tafel 2

Fig. 1. *Hibolithes semisulcatus* (MÜNSTER), Rostrum mit Phragmokon, horizontal eingebettet. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 5–10 cm v. o. (Grabung 1993); SMNS Inv.-Nr. 63352. – x0,5.

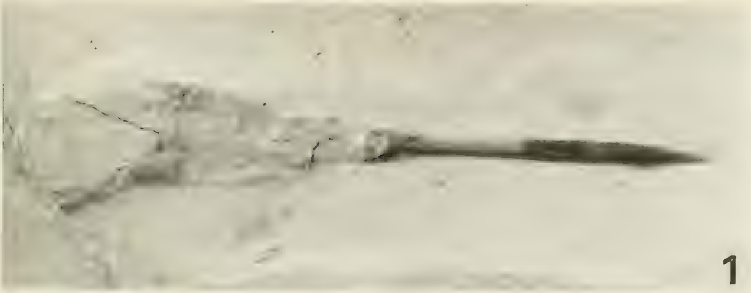
Fig. 2. *Hibolithes semisulcatus* (MÜNSTER) mit Relikten von aragonitischer Erhaltung. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 0–10 cm v. o. (Grabung 1996); SMNS Inv.-Nr. 63812. – x1.

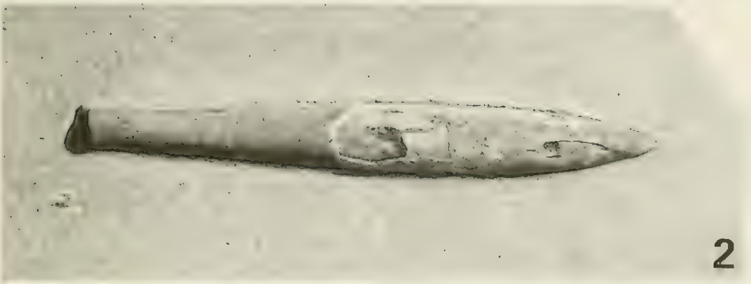
Fig. 3. Belemnitenrostrum von *Hibolithes semisulcatus* (MÜNSTER) mit davor liegender Anhäufung von Kleinhäkchen (Pfeile). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Schicht F, 0–10 cm v. o. (Grabung 1996); SMNS Inv.-Nr. 63885. – x2.

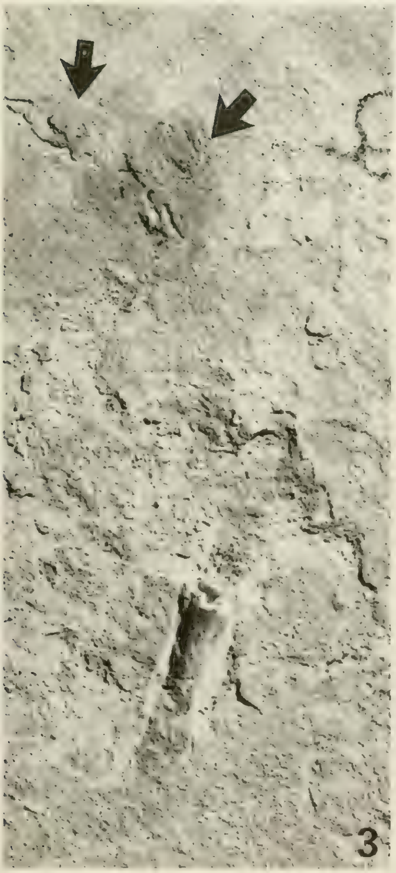
Fig. 4. *Hibolithes semisulcatus* (MÜNSTER), zerbissen. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 0–10 cm v. o. (Grabung 1995); SMNS Inv.-Nr. 63179. – x1.

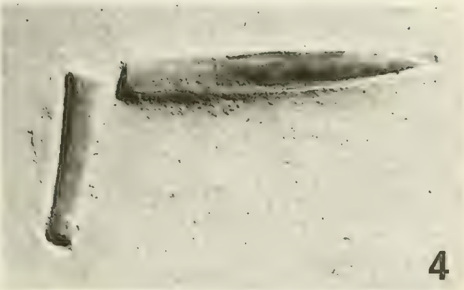
Fig. 5. *Hibolithes semisulcatus* (MÜNSTER), regeneriertes, sekundär im Alveolenbereich zerbissenes Rostrum mit zwei danebenliegenden Austern. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 70–75 cm v. o. (Grabung 1996); SMNS Inv.-Nr. 63584. – x1.

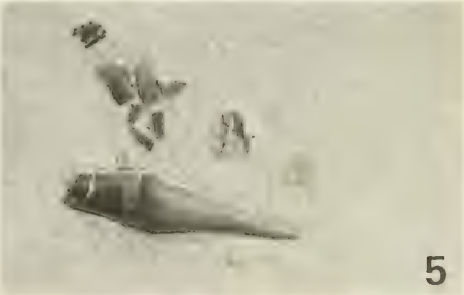
Fig. 6. Bruchstück eines Rostrums von *Hibolithes semisulcatus* (MÜNSTER) in einem phosphatischen Koprolithen. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 20–25 cm v. o. (Grabung 1994); SMNS Inv.-Nr. 63693 b. – x1.

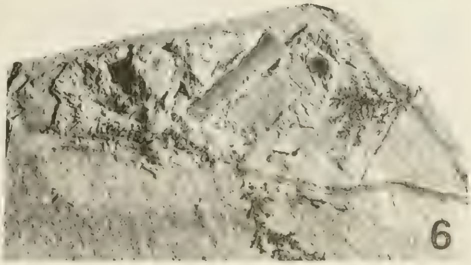

1


2


3


4

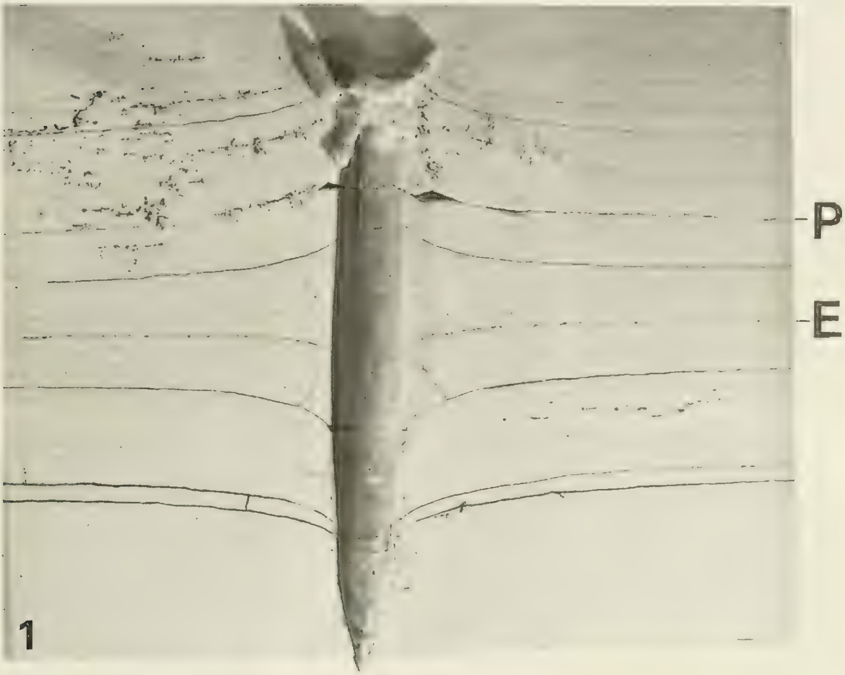

5

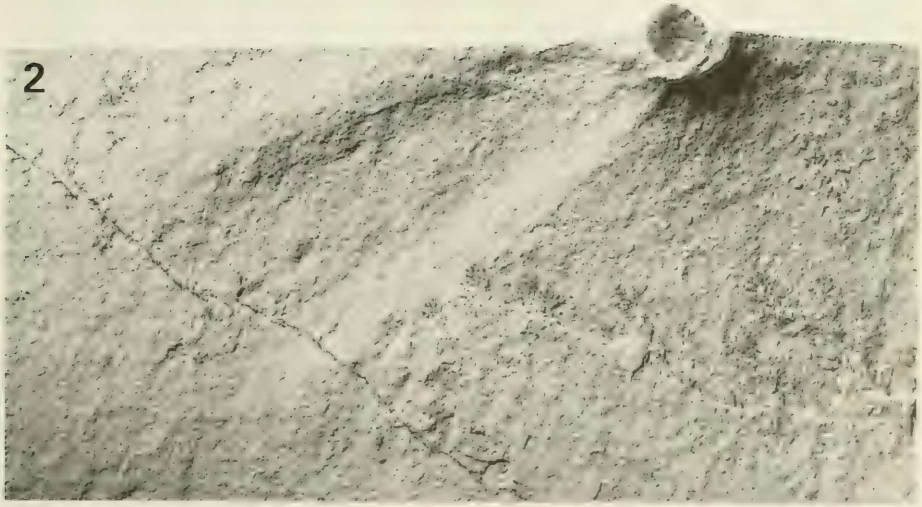

6

Tafel 3

Fig. 1. *Hibolithes semisulcatus* (Münster), senkrecht eingebettet. E = Eindringebene des Rostrums in das Sediment, P = Einbettungsebene des Phragmokons. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 25–35 cm v. o. (Grabung 1998); SMNS Inv.-Nr. 63730. – x1.

Fig. 2. Exemplar von Fig. 1 in der Einbettungsebene des Phragmokons aufgespalten. – x1.


1
P
E


2

Tafel 4

Fig. 1. Isolierter Phragmokon von *Hibolithes semisulcatus* (Münster) auf Schichtoberseite. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 5–10 cm v. o. (Grabung 1995); SMNS Inv.-Nr. 63891. – x1.

Fig. 2. Juveniles Rostrum von *Hibolithes semisulcatus* (Münster) mit Phragmokon, von zwei kleinen Austern besiedelt. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 5–10 cm v. o. (Grabung 1995); SMNS Inv.-Nr. 63890. – x1.

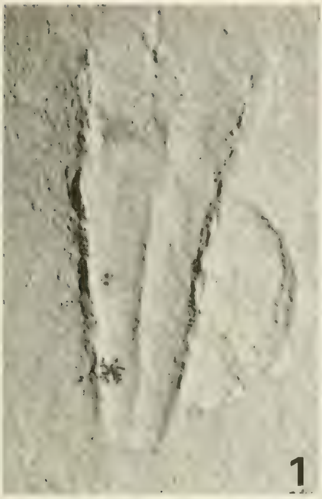
Fig. 3. Juveniles Rostrum von *Hibolithes semisulcatus* (Münster) mit Phragmokon, vollständig von kleinen Austern besiedelt. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 30–40 cm v. o. (Grabung 1996); SMNS Inv.-Nr. 63737/1–2. – x1.

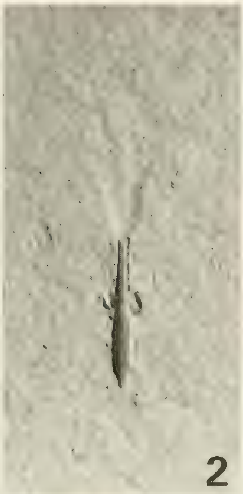
Fig. 4. Isolierter Phragmokon von *Hibolithes semisulcatus* (Münster) auf Schichtunterseite. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 5–10 cm v. o. (Grabung 1995); SMNS Inv.-Nr. 63889. – x1.

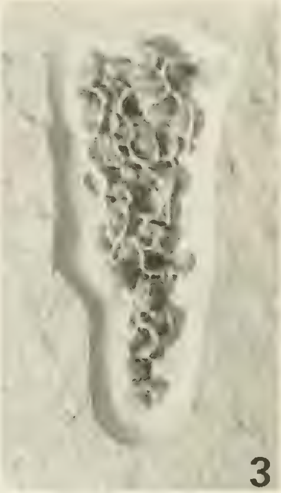
Fig. 5. Isolierter Phragmokon von *Hibolithes semisulcatus* (Münster). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht E, 0–10 cm v. o. (Grabung 1995); SMNS Inv.-Nr. 63181. – x1.

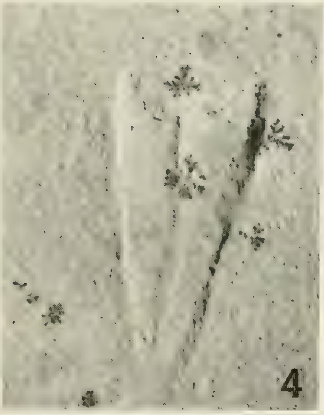
Fig. 6. Isolierter Phragmokon von *Hibolithes semisulcatus* (Münster) mit Austernbewuchs. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 0–5 cm v. o. (Grabung 1995); SMNS Inv.-Nr. 63886/1–2. – x1.

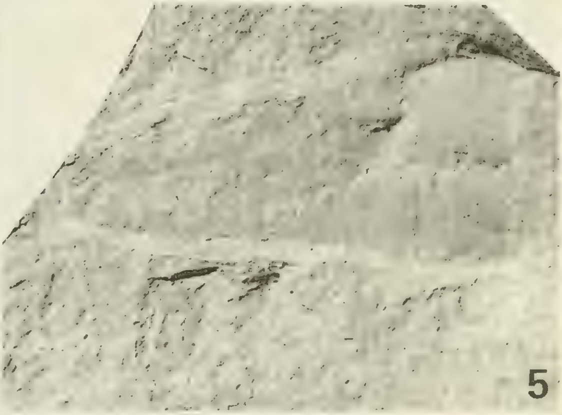
Fig. 7. Isolierte Kammerscheidewand eines Phragmokons von *Hibolithes semisulcatus* (Münster). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 5–10 cm v. o (Grabung 1994); SMNS Inv.-Nr. 63892. – x1.

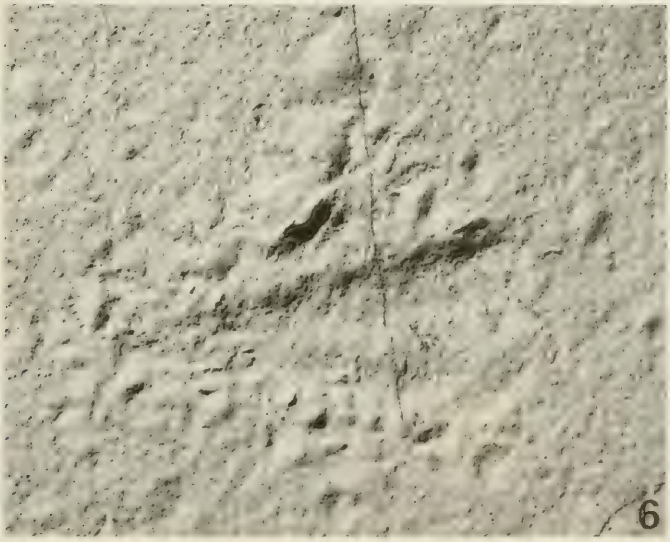

1

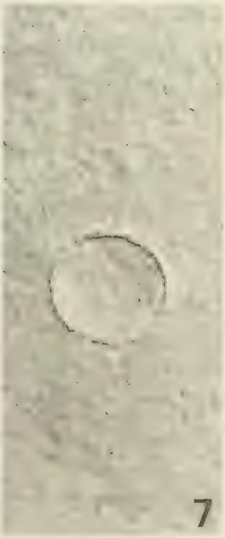

2


3


4


5

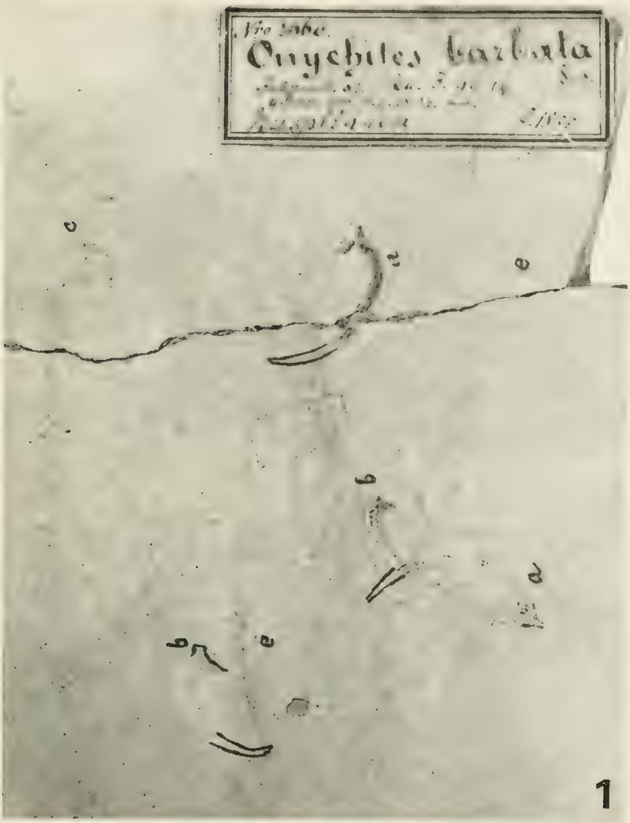

6

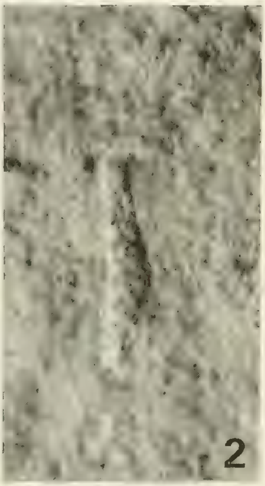

7

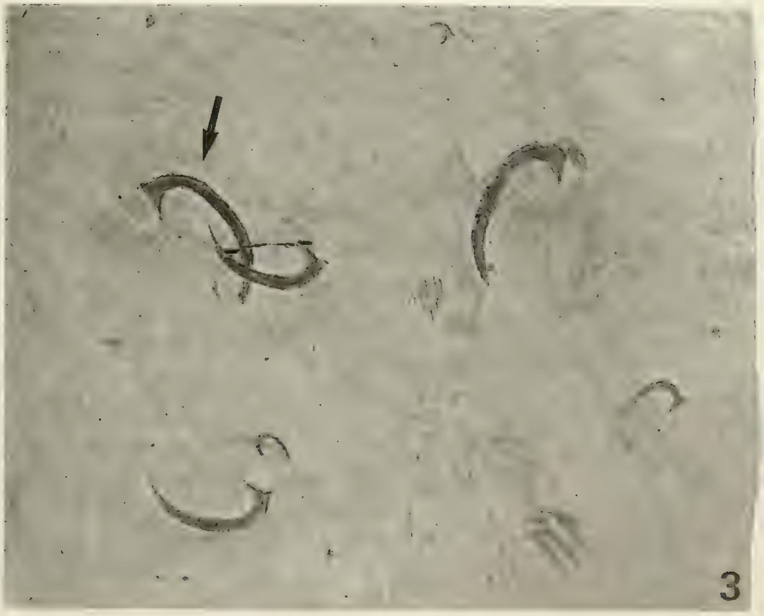
Tafel 5

Fig. 1, 3. Fraßrest (Speiballen) mehrerer Belemnitentiere mit *Onychites barbatus* (O. Fraas), Platte und Gegenplatte. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, vermutlich Schicht G; Pfeil: Lectotypus von *Onychites barbatus* (O. Fraas); SMNS Inv.-Nr. 24210 (Slg. O. Fraas 1855). – x1.

Fig. 2. Detailvergrößerung eines als kalzitische Hohlraumausfüllung erhaltenen Kleinhäkchens auf der Mitte der Platte von Fig. 1. – Länge des Häkchens 3,7 mm.


Onychites barbata
a
b
a
b
a
b
a
1


2


3

Tafel 6

Fig. 1. Fraßrest (Speiballen) eines (?) einzelnen Belemnitentiers mit *Onychites barbatus* (O. Fraas), Resten des Rostrums (Pfeil) und Kleinhäkchen. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Schicht D, 20–25 cm v. o. (Grabung 1995); SMNS Inv.-Nr. 63178. – x1.

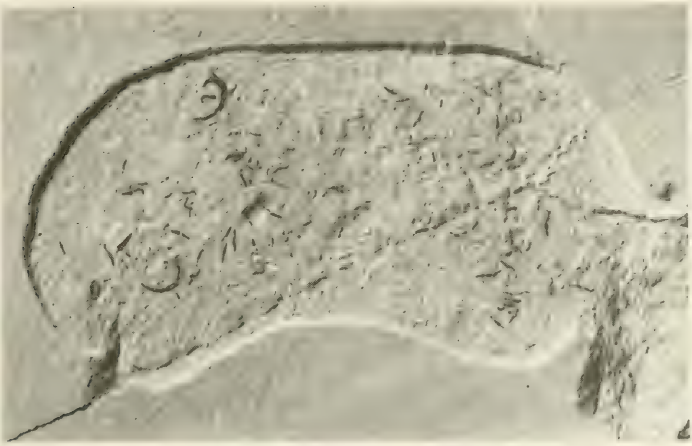
Fig. 2. *Onychites barbatus* (O. Fraas). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 10–20 cm v. o. (Grabung 1995); SMNS Inv.-Nr. 63887. – x1.

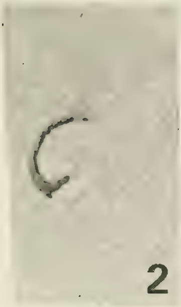
Fig. 3. *Onychites barbatus* (O. Fraas). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 5–10 cm v. o. (Grabung 1995); SMNS Inv.-Nr. 63175. – x1.

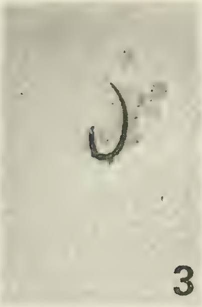
Fig. 4. *Onychites barbatus* (O. Fraas). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 35–40 cm v. o. (Grabung 1994); SMNS Inv.-Nr. 63888. – x 1.

Fig. 5. *Onychites barbatus* (O. Fraas). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β. Nusplinger Plattenkalk, „Großer Kirchbühl" (leg. G. Schweigert 1998); SMNS Inv.-Nr. 63852. – x1.

Fig. 6. Detailansicht von Fig. 1 mit je einem größerem und einem sehr kleinem Onychiten sowie einigen Kleinhäkchen. – Bildbreite 15,9 mm.

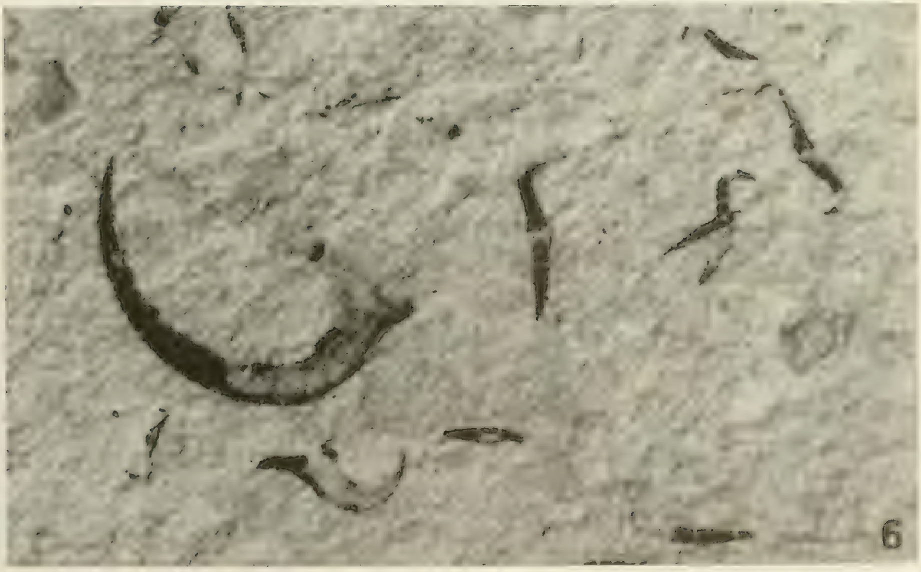

1


2


3

4

5


6

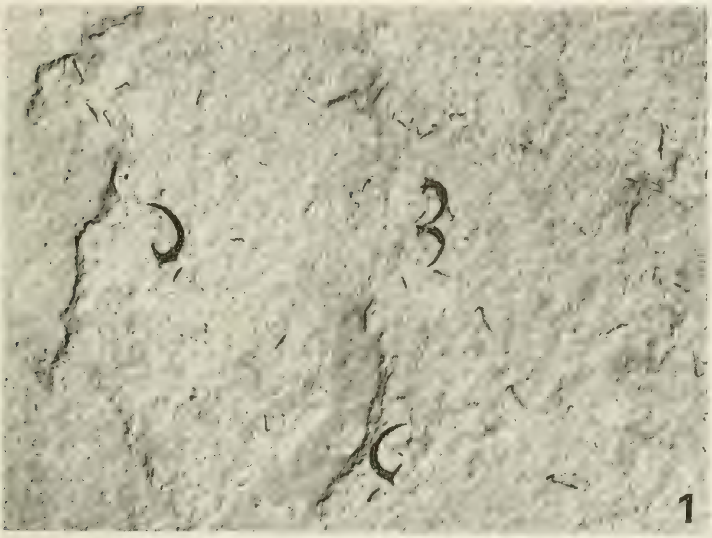
Tafel 7

Fig. 1. Fraßrest (Speiballen) mehrerer Belemnitentiere mit *Onychites barbatus* (O. Fraas) und Kleinhäkchen. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Schicht F, 0–10 cm v. o. (Grabung 1996); SMNS Inv.-Nr. 63725. – x1.

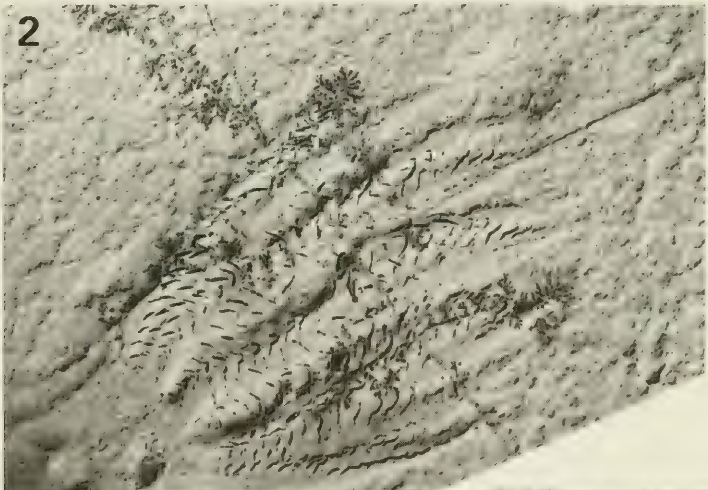
Fig. 2. „*Acanthoteuthis*"-Armkrone. Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone. Solnhofener Plattenkalk, Langenaltheim (Slg. W. Ludwig 1992); SMNS Inv.-Nr. 63896. – x1.

Fig. 3. *Hibolithes semisulcatus* (Münster), zwei kleine Individuen. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 10–20 cm v. o. (Grabung 1995); SMNS Inv.-Nr. 63884. – x1.

Fig. 4. Anhäufung von Belemniten-Kleinhäkchen. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 55–65 cm v. o. (Grabung 1996); SMNS Inv.-Nr. 63897. – x1.

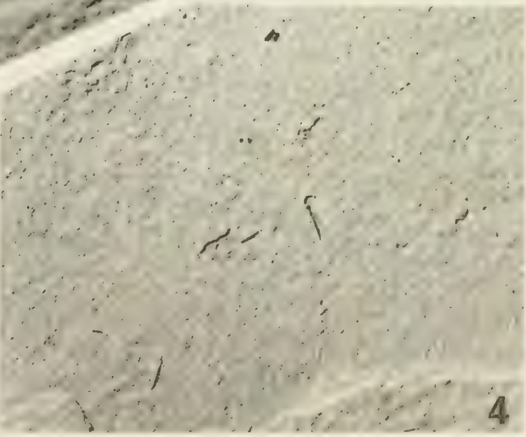


1



2

3

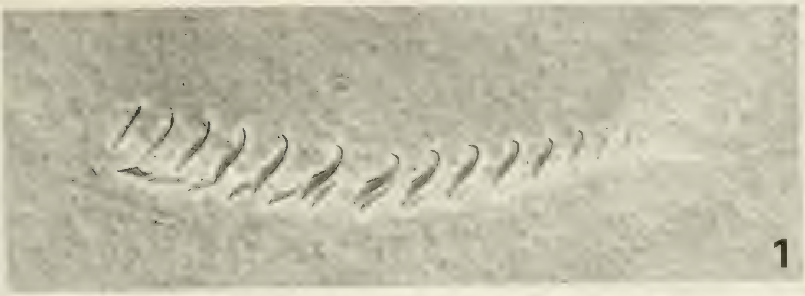


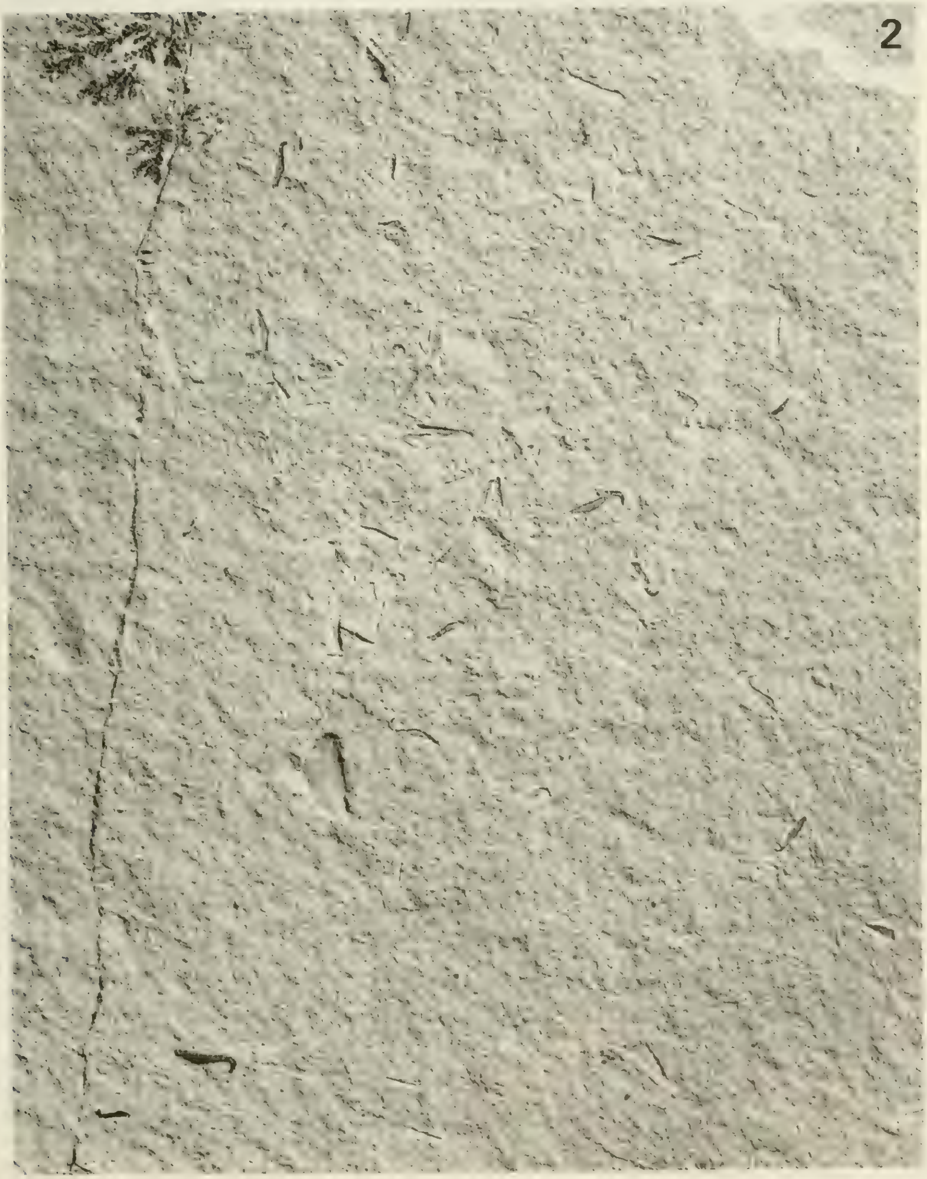
4

Tafel 8

Fig. 1. Isolierter „*Acanthoteuthis*“-Fangarm mit Häkchen. Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone, Solnhofener Plattenkalk, Gegend von Solnhofen (Slg. E. Rebholz 1948); SMNS Inv.-Nr. 63896. – x1.

Fig. 2. Anhäufung von Belemniten-Kleinhäkchen. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 0–5 cm v. o. (Grabung 1995); SMNS Inv.-Nr. 63893. – x2.


1

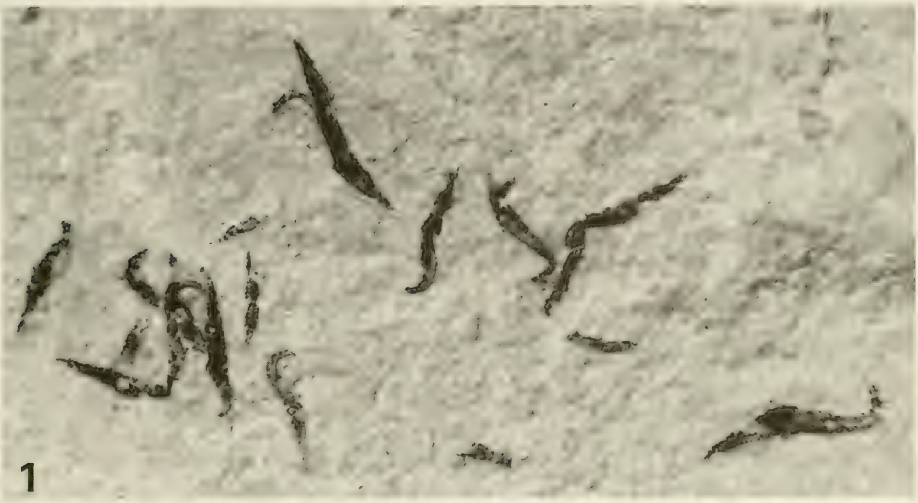

2

Tafel 9

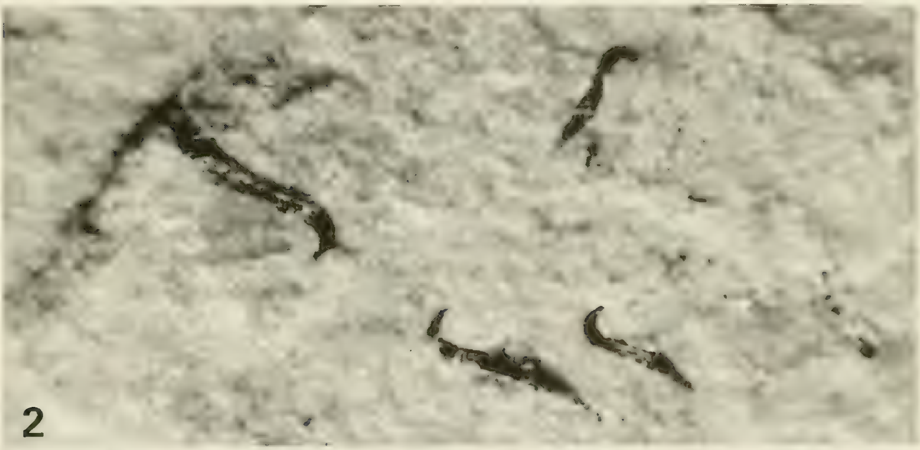
Fig. 1. Belemniten-Kleinhäkchen, Detailansicht von Taf. 6, Fig. 1. – Bildbreite 15,9 mm.

Fig. 2. Belemniten-Kleinhäkchen, Detailansicht von Taf. 7, Fig. 1. – Bildbreite 15,9 mm.

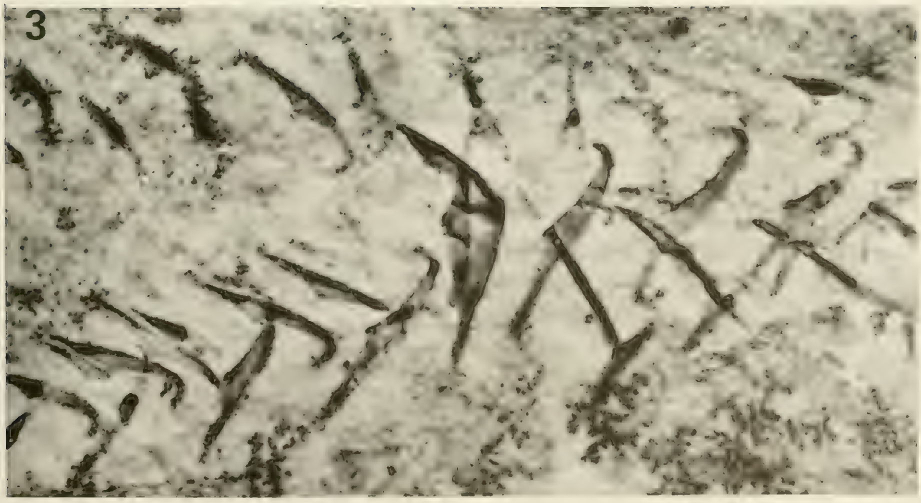
Fig. 3. „*Acanthoteuthis*"-Armkrone, Detailansicht der Fanghäkchen. Unter-Tithonium, Hybonotum-Zone, Rueppellianum-Subzone, Solnhofener Plattenkalk, Langenaltheim (Slg. W. Ludwig 1992); SMNS Inv.-Nr. 63894. – Bildbreite 15,9 mm.



1



2



3

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 274	19 S., 5 Taf., 1 Abb.	Stuttgart, 20. 8. 1999

QE
1
S937
NH

Neubeschreibung von „*Eryon longipes* O. FRAAS“ (Crustacea, Decapoda, Eryonidea) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb)

Re-description of „*Eryon longipes* O. FRAAS“ (Crustacea, Decapoda, Eryonidea) from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Swabian Alb)

Von Günter Schweigert und Gerd Dietl, Stuttgart

Mit 5 Tafeln und 1 Abbildung

Abstract

Based on new well-preserved findings, a revision of the poorly known Late Jurassic lobster species *Eryon longipes* O. FRAAS, type species of the genus *Palaeopolycheles* VON KNEBEL 1907, and known exclusively from the Nusplingen Lithographic Limestone, is presented. Because of the presence of a diaeresis in the uropods, it is now allocated to the genus *Coleia* BRODERIP 1835, which is the type genus of the Coleiidae VAN STRAELEN 1924. *Coleia longipes* exhibits adaptations to reduced light conditions. It is assumed to have lived within sponge meadows in the surroundings of the lithographic limestone basin.

Zusammenfassung

Die bisher ausschließlich aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Schwäbische Alb) bekannt gewordene Krebsart *Eryon longipes* O. FRAAS, Typusart der Gattung *Palaeopolycheles* VON KNEBEL 1907, wird anhand neuer Funde revidiert. Aufgrund des Nachweises einer Diäresis der Uropoden wird *Palaeopolycheles longipes* nun zur Gattung *Coleia* BRODERIP 1835 gestellt. Letztere ist die Typusgattung der Familie Coleiidae VAN STRAELEN 1924. Die Art besitzt Anpassungen an reduzierte Lichtverhältnisse und dürfte in Schwammrasen in der Nachbarschaft des Plattenkalk-Ablagerungsraums gelebt haben.

1. Einleitung

Bei neuen Grabungen des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart im Nusplinger Plattenkalk auf der Schwäbischen Westalb (GK 25 Blatt 7819 Meßstetten, SCHWEIZER 1994) wurden Crustaceen in bemerkenswert großer Zahl und verhältnismäßig hoher Diversität gefunden. Über die noch laufenden Grabungen wird fortlaufend in den „Jahresheften der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg" berichtet (vgl. DIETL, KAPITZKE et al. 1998). Eine Zusammenstellung der weitverstreuten Literatur über den Nusplinger Plattenkalk wurde von SCHWEIGERT (1996) vorgelegt. Die Krebsfauna wurde bisher lediglich in Arbeiten von FRAAS (1855), QUENSTEDT (1857) und OPPEL (1862) dargestellt, doch fehlt eine moderne Bearbeitung der Nusplinger Krebsfauna. Dies gilt insbesondere für die von O. FRAAS (1855) aufgestellte und erstmals von OPPEL (1862) abgebildete Art *Eryon longipes*. Sämtliche späteren Interpretationen dieser Art beruhen ausschließlich auf der OPPELschen Abbildung der Art, die auf relativ schlecht erhaltenes und nach heutigen Maßstäben mangelhaft präpariertes Material begründet ist. *Eryon longipes* O. FRAAS ist Typusart der von v. KNEBEL (1907: 224) monotypisch eingeführten Gattung *Palaeopolycheles*. Bei allen bisherigen Systematikern wurde diese Gattung in die engste Verwandtschaft mit der ebenfalls von v. KNEBEL eingeführten Gattung *Palaeopentacheles* und der rezenten Eryoniden-Gattung *Polycheles* – bei letzterer handelt es sich um Tiefseebewohner – eingruppiert (vgl. PINNA 1968: 101 f.).

Bei den neuen Grabungen des Stuttgarter Naturkundemuseums konnte erstmals seit der Erstbeschreibung wieder neues, gut erhaltenes Material dieser Art geborgen und mit modernen Methoden präpariert werden, so daß nun eine Neubeschreibung und -bewertung der Merkmale ermöglicht wird.

Abkürzungen im Text:

SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
GPIT	Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Tübingen
v. o.	von oben

Dank

Wir danken M. Kapitzke und M. Rieter (beide SMNS) für die meisterhafte Ausführung der schwierigen Präparation der bei den neuen Grabungen geborgenen Krebsreste. Herrn M. Wulf (Rödelsee) danken wir für die Möglichkeit, sein Belegstück begutachten zu können und für wichtige Informationen zur Herkunft des Stücks. Frau R. Harling (SMNS) führte in gewohnter Qualität einen Großteil der Fotoarbeiten aus. Darüber hinaus danken wir Herrn Dr. M. Feldmann (Universität Stuttgart) für die Erlaubnis zur Benutzung von Fotoeinrichtungen. Für Auskünfte über den Bau der Augen und andere physiologische Anpassungen bei Crustaceen danken wir Herrn Prof. Dr. P. Kunze (Wendlingen). Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für ihre großzügige finanzielle Unterstützung der Nusplinger Grabung und deren Auswertung (Projekt DI 680/1).

2. Systematik

Die unten dargestellte Merkmalsanalyse ergab, daß *Eryon longipes* O. FRAAS morphologisch ganz erheblich von der ursprünglich damit verglichenen rezenten Gattung *Polycheles* HELLER abweicht. Die anhand des neuen Materials festgestellte Merkmalskombination gestattet nun eine klare Zuordnung zur Gattung *Coleia*, so daß die monotypische Gattung *Palaeopolycheles* überflüssig wird und als jüngeres

Synonym zu *Coleia* betrachtet werden kann. Eine einzige weitere Art, *Palaeopolycheles falloti* van Straelen, die zunächst zur Gattung *Palaeopolycheles* gestellt worden war (van Straelen 1923), wurde vom selben Autor kurz darauf (1925) zur Typusart der Gattung *Hellerocaris* bestimmt. Die Gattung *Hellerocaris* unterscheidet sich von *Coleia* durch den Besitz eines kurzen Rostrums und glatter Cephalothorax-Seitenränder.

Ordnung Decapoda Latreille 1803
Unterordnung Astacidea Latreille 1803
Superfamile Eryonidea de Haan 1841
Familie Coleiidae van Straelen 1924

Gattung *Coleia* Broderip 1835

Typusart: *Coleia antiqua* Broderip.

Coleia longipes (O. Fraas)

Abb. 1, Taf. 1–5

v *1855 *Eryon longipes*. – O. Fraas, S. 94.
v 1857 *Eryon longipes*. – Quenstedt, S. 806.
v 1862 *Eryon longipes* Fraas. – Oppel, S. 17, Taf. 3, Fig. 3–4.
v 1883 *Eryon longipes*. – Quenstedt, S. 408.
v 1907 *Palaeopolycheles longipes* O. Fraas sp. – v. Knebel, S. 224.
v 1925 *Palaeopolycheles longipes* (Fraas). – van Straelen, S. 126.
v 1929 *Palaeopolycheles longipes* (Fraas). – Glaessner, S. 300. – [Mit weiterer Synonymie]
v 1969 *Palaeopolycheles longipes* (Fraas). – Glaessner, S. 471, Fig. 276.1.
non 1994 *Palaeopolycheles longipes* Fraas. – Frickhinger, S. 125, Abb. 221 [= *Palaeopentacheles roettenbacheri*]
v 1999 *Palaeopolycheles longipes* (O. Fraas, 1855). – Frickhinger, S. 44, Abb. 70.
v 1999 *„Palaeopolycheles“ longipes* (O. Fraas). – Dietl et al., Taf. 2, Fig. 2.

Lectotypus: Die Syntypen-Serie von *Eryon longipes* bestand ursprünglich aus 6 Exemplaren aus der Sammlung von O. Fraas, von denen Oppel (1862) das am besten erhaltene Stück sowie den Scherenarm eines weiteren Exemplars abbildete. Alle Syntypen sind noch heute vorhanden. Das Abbildungsoriginal des Scherenarms (Oppel 1862, Taf. 3, Fig. 4) ist sehr schlecht erhalten und lohnt deswegen eine erneute Abbildung nicht. Wir wählen das von allen Syntypen am besten erhaltene, von Oppel (1862, Taf. 3, Fig. 3) abgebildete Exemplar zum Lectotypus der Art. Er wird am SMNS unter der Inventarnummer 64001 aufbewahrt und hier erstmals fotografisch abgebildet (Taf. 1, Fig. 1).

Locus typicus: „Westerberg“ bei Nusplingen, südwestliche Schwäbische Alb, Baden-Württemberg.

Stratum typicum: Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone (Schweigert 1998). Der Lectotypus stammt nach der Gesteinsausbildung aus den tieferen Plattenkalkschichten, die durch die Einschaltung von horizontbeständigen dünnen Silexlagen gekennzeichnet sind (vgl. Dietl, Schweigert et al. 1998). Abgesehen von einem Exemplar, dessen Fundhorizont aufgrund der bei der Präparation geglätteten Gesteinsoberfläche nicht mehr sicher rekonstruiert werden kann (? Schicht G), stammen auch die übrigen Syntypen aus diesen Lagen.

Vorkommen: Bisher nur aus dem Nusplinger Plattenkalk bekannt. Das von Frickhinger (1999, Abb. 70) abgebildete Stück stammt nach Angaben des Besitzers und aufgrund der charakteristischen Gesteinsausbildung nicht, wie dort fälschlicherweise angegeben wurde, aus dem Solnhofener Plattenkalk von Eichstätt, sondern ohne jeden Zweifel ebenfalls aus dem Nusplinger Plattenkalk. Es war unter der falschen Fundortangabe „Kelheim“ angekauft worden.

Material: 25 Stücke, darunter 16 Exemplare aus den aktuellen Grabungen des Stuttgarter

Naturkundemuseums. Zwei schlecht erhaltene Stücke stammen aus der Grabung des GPIT im Jahre 1962 (Grabung W. GROSS/H.-P. SCHULTZE). Sie stammen aus der Schicht G sowie aus der Schicht J. Von den Neufunden stammen sechs Exemplare aus Pk 5, sieben Exemplare aus dem Plattenkalk Pk 6 sowie fünf Exemplare aus der Schicht G. Das komplett erhaltene Exemplar in der Privatsammlung M. WULF (Rödelsee; Slg.-Inv.-Nr. 9605), stammt mit Sicherheit aus einer Plattenkalklage des Egesheimer Steinbruchs. Die nur stichprobenartig beprobten Aufschlüsse an der Westerbergsteige und am Großen Kirchbühl lieferten bisher keine Funde dieser Art.

Beschreibung. – Der Seitenrand des schlanken Cephalothorax weist außer einer feinen Bedornung zwei markante Einkerbungen auf, die auf die deutlich entwickelte Cervical- und die etwas schwächer ausgebildete Branchialfurche zurückzuführen sind. Die Oberfläche des gesamten Cephalothorax ist von kräftigen Pusteln bedeckt. Der Vorderrand des Cephalothorax bildet einen bedornten, trapezförmigen Vorsprung. Ein medianes Rostrum fehlt. Der Cephalothorax weist einen schwach ausgeprägten medianen und zwei deutlichere laterale Kiele auf, wobei letztere nach vorne konvergieren. Die vorliegenden Exemplare von *Coleia longipes* besitzen Cephalothorax-Längen zwischen knapp 10 und etwa 30 Millimetern.

Die Darstellung der Form der für die Art charakteristischen ersten Pereiopoden ist bereits bei OPPEL (1862) einigermaßen zutreffend gelungen. Abweichend gegenüber der OPPELschen Rekonstruktion ist jedoch der Meropodit der vorderen Pereiopoden deutlich breiter und auf den Seiten von feinen Dornen besetzt. Die Bedornung schwächt sich auf dem Scaphopoditen stark ab, um dann auf dem Propoditen wieder deutlicher in Erscheinung zu treten. Gegenüber den Scherenarmen von *Palaeopentacheles* ist die völlig fehlende Scherenbezahnung hervorzuheben (Taf. 3, Fig. 5). Dactylus und Index sind ungefähr gleich lang. Bei einem besonders gut erhaltenen Exemplar (Taf. 1, Fig. 2) ist der rechte Scherenarm ungleich kräftiger entwickelt als der linke. Dieses Merkmal ist jedoch nicht artspezifisch, sondern rein individueller Natur, da andere Stücke praktisch gleich starke vordere Pereiopoden besitzen. Höchstwahrscheinlich ist die Asymmetrie auf die Regeneration einer im juvenilen Stadium verlorengegangenen Extremität zurückzuführen (vgl. FÖRSTER 1969).

Die zweiten, dritten und vierten Pereiopoden tragen schlankere, aber ansonsten ähnlich gestaltete Scheren wie die ersten Pereiopoden. Das sich dahinter anschließende Beinpaar ist ebenfalls chelat, doch sind dessen Scheren sehr kurz und gedrungen. Da die Ausbildung dieses 5. Pereiopoden nur bei wenigen Stücken, darunter auch dem Lectotypus, untersucht werden konnte, ist nicht sicher, ob dieses Merkmal immer vorhanden sein muß, da es sich hierbei durchaus auch um ein geschlechtsspezifisches Merkmal handeln könnte (BALSS 1914: 179).

Das erste, mit aufgabelnden Geißeln versehene Antennenpaar weist gegenüber anderen Crustaceen keine Besonderheiten auf. Die inneren Geiseln sind etwa doppelt so lang wie die äußeren und bestehen aus ca. 20 länglichen, die äußeren aus etwa 30 breiteren, kurzen Einzelgliedern. Das zweite Antennenpaar ist mehr als doppelt so lang wie das erste und besteht aus mindestens 47 Einzelgliedern, von denen die beiden Basalglieder (Merocerit und Carpocerit) eine beilförmige Gestalt besitzen und auf der Innenseite leicht bepustelt sind (Taf. 4, Fig. 2).

Die Scaphoceriten sind auffällig groß und besitzen einen rundlichen bis ovalen Umriß. Ihre Oberfläche ist von feinen Warzen bedeckt. Der Außenrand trägt weitständige, feine, nach vorn gerichtete Dornen (Taf. 4, Fig. 1).

Das Abdomen besteht aus wulstartigen, stark bepustelten Segmenten, während die Nahtzonen dazwischen glatt sind (Taf. 5, Fig. 2). Die in der Symmetrieebene aufgereihten Pusteln sind leicht verstärkt, besonders auf den vorderen Segmenten. Auffällig ist die relativ häufige Einbettungsart mit umgeschlagenem Abdomen, wie es sonst im Nusplinger Plattenkalk auch bei der Garnelenart *Antrimpos speciosus* MÜNSTER gelegentlich vorkommt, nie jedoch bei den morphologisch und systematisch viel näherstehenden Eryoniden (*Cycleryon propinquus*, *Cycleryon spinimanus*).

Wesentlich zu einer falschen Interpretation der Art beigetragen hat die unzutreffende Darstellung der Uropoden-Exopoditen in der Rekonstruktion von OPPEL (1862), deren Ausbildung augenscheinlich nie am Typusmaterial nachgeprüft wurde. Die Exopoditen der Uropoden weisen nämlich eine deutliche, sinusförmige Querteilung (Diäresis) auf (Taf. 2, Fig. 4), während sie in OPPELS Abbildung ungeteilt dargestellt sind, wie es bei Eryoniden der Fall ist. Eine fehlende Diäresis der Uropoden-Exopoditen ist ein diagnostisches Familienmerkmal der Polychelidae. In der Familie Coleiidae ist eine Diäresis hingegen vorhanden.

BEURLEN (1928: 186ff.) diskutierte die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Gattungen *Coleia*, *Palaeopolycheles*, *Palaeopentacheles* und den Eryoniden und hielt dabei *Palaeopolycheles* für ein Bindeglied zwischen den rezenten Eryoniden um die Gattung *Polycheles* und der liassischen Art *Proeryon longiceps*. Die Gattung *Coleia* sah er hingegen als wesentlich primitiver an als die Gattung *Proeryon*. Er stellte zwar selbst fest, daß die Ausbildung des Cephalothorax bei *Palaeopolycheles* mit derjenigen bei *Coleia* praktisch übereinstimme, gab aber als gravierend abweichendes Merkmal die angeblich fehlende Diäresis bei *Palaeopolycheles* an.

Mit dem Nachweis der Diäresis, die nicht nur beim neuen Material, sondern auch beim Lectotypus und anderen Syntypen bei Betrachtung mit einer Lupe durchaus gut zu erkennen ist, muß die Art *Eryon longipes* O. FRAAS der Familie Coleiidae zugewiesen werden. Aufgrund dieses eindeutigen Nachweises der Diäresis kann *Coleia longipes* (O. FRAAS) auch nicht länger als ein Bindeglied zwischen liassischen Eryoniden und den rezenten Formen angesehen werden. Bei der Gattung *Palaeopentacheles* fehlt die Diäresis dagegen tatsächlich, so daß diese Gattung in der Familie Polychelidae verbleiben kann. Marginal sind die Uropoden von sehr feinen, selten erhaltenen Borsten besetzt.

In mehreren Fällen waren die bei den Syntypen nicht erkennbaren, außergewöhnlich großen, kugeligen, nach vorn gerichteten Facettenaugen erhalten. Bei zwei Exemplaren ist bei Betrachtung unter dem Binokular sogar die Oberflächenform der einzelnen Facetten sichtbar, die, wie bei macruren Crustaceen üblich, ein streng viereckiges Muster bilden (Taf. 5, Fig. 1, vgl. BALSS 1944; KUNZE 1985). Bei den beiden rezenten Gattungen der Polychelidae (*Polycheles*, *Willemoesia*) sind die Augen zurückgebildet, dafür hingegen die Geißeln der Antennen stark verlängert, was als Anpassung an die Lebensweise in der Tiefsee gewertet wird (BALSS 1924). Dort wird zur Nahrungssuche nahezu ausschließlich der Tastsinn eingesetzt. Abgesehen vom unterschiedlichen Bau der Uropoden weicht auch die Umrißform des Cephalothorax und das Furchenmuster auf dem Carapax erheblich von diesen rezenten Gattungen ab, so daß nur eine ganz oberflächliche Ähnlichkeit zwischen jenen und *Coleia longipes* besteht. Die Ähnlichkeit im Bau der vorderen Pereiopoden ist sicherlich nur als eine konvergente Entwicklung aufgrund einer analogen Ernährungsweise zu werten. Im Nusplinger Plattenkalk kommt eine noch unbeschriebene Krebsart der Gattung *Eryma* vor, die ebenfalls dergestaltige Pereiopoden besitzt und damit eine entsprechende Konvergenz aufzeigt.

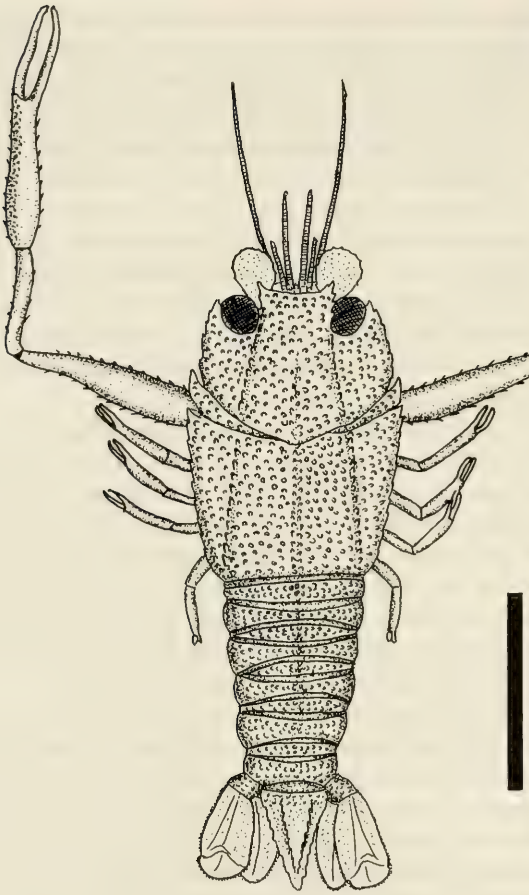


Abb. 1. Rekonstruktion von *Coleia longipes* (O. Fraas), kombiniert aus mehreren Neufunden. Zu beachten ist die Diäresis der Uropoden-Exopoditen und die Ausbildung des Cephalothorax-Vorderrands mit den Augen und den Mundwerkzeugen. – Maßstab ca. 2 cm.

Die anhand der Neufunde festgestellten Merkmale gestatten nun eine gegenüber der Oppelschen Darstellung ergänzte und korrigierte Rekonstruktion von *Coleia longipes* (Abb. 1).

3. Vergleiche mit anderen Arten der Gattung *Coleia*

Nach der äußeren Morphologie bestehen engste Beziehungen zwischen *C. longipes* (O. Fraas) und der liassischen Art *C. viallii* Pinna, die wiederum der Typusart *C. antiqua* Broderip nahesteht. Mit dieser Art stimmen neben der Scherenform der vorderen Pereiopoden besonders auch die auffällig groß entwickelten Augen und die Umrißform der Scaphoceriten überein. Nach Teruzzi (1990) sind nur bei kleinen Individuen von *C. viallii* sehr große Augen entwickelt. Nach seinen Abbildungen zeigen jedoch auch die größeren abgebildeten Stücke noch entsprechende Augen, die allerdings in dessen Rekonstruktionszeichnungen nicht ganz zutreffend eingetragen wurden. Der Meropodit der ersten Pereiopoden scheint bei *C. viallii* im Gegensatz zu *C. longipes* nicht bedornt zu sein. Die anderen von PINNA (1968) und TERUZZI (1990) aus dem Unterjura beschriebenen sowie weitere aufgelistete Arten von *Coleia* unterscheiden sich durch ihre abweichende Form des Propoditen beim ersten Pereiopoden und teilweise auch durch die leicht zugespitzten Scaphoceriten von der Art *C. longipes*.

Als große Seltenheit kommt eine weitere Art von *Coleia*, *C. sinuata* BEURLEN, im Posidonienschiefer des oberen Lias Südwestdeutschlands vor. Die Ökologie dieser Art ist bisher noch ungeklärt. Bei den von JÄGER & FRAAYE (1996) aus dem Posidonienschiefer beschriebenen und mit Vorbehalt zu *Coleia* gestellten Fraßresten aus den Wohnkammern von Ammoniten dürfte es sich aufgrund des extrem kurzen Scaphopoditen eher um juvenile Eryoniden (*Proeryon* sp.) handeln. Die Nusplinger Art *Coleia longipes* (O. FRAAS) wurde noch nie in den Wohnkammern von Ammoniten angetroffen.

4. Zum Vorkommen von *Coleia longipes* im Nusplinger Plattenkalk

Auffällig ist das Vorkommen ganz verschieden großer Individuen von *C. longipes*, worunter sich auch ausgesprochen juvenile Exemplare befinden. Es kommen sowohl Häutungsexuvien als auch körperlich erhaltene Individuen vor. Letztere sind stets mit untergeschlagenem Abdomen überliefert, während die Exuvien ausgestreckt eingebettet sind. Die körperlich erhaltenen Stücke scheinen noch lebend auf dem Meeresgrund angekommen und erst dort verendet sein, denn sie sind meistens leicht in die Schichten eingegraben, was besonders daraus ersichtlich wird, daß die Scherenarme nach oben in eine höhere Schicht hinaufragen. Die Art scheint in den tieferen Plattenkalkabschnitten etwas häufiger zu sein als in den jüngeren, insbesondere wenn man die wesentlich geringere Grabungsfläche in den tieferen Schichten berücksichtigt. Möglicherweise deutet dies auf ökologische Veränderungen hin, die den Lebensraum dieser Art betroffen haben. Das Vorherrschen in den tieferen Plattenkalkabschnitten ist sicherlich auch der Grund, weswegen von *Coleia longipes* (O. FRAAS) im gesamten Zeitraum seit der Erstbeschreibung lediglich zwei schlecht erhaltene weitere Exemplare gefunden worden sind. Vor den aktuellen Grabungen wurden die tieferen Schichten nämlich kaum mehr erschlossen. Möglicherweise stammen die Syntypen gar nicht aus dem Bereich des Nusplinger Steinbruchgeländes, sondern aus dem Aushub für den westlich davon gelegenen ehemaligen Mauchenhof, der in diesen basalen Schichten im Randbereich der Westerberg-Wanne gegründet war. Dennoch hat sich gezeigt, daß *Coleia longipes* im Profil zumindest noch bis in den Plattenkalkabschnitt G hinauf vorkommt.

C. longipes lebte wohl vorwiegend benthonisch, war jedoch aufgrund der Diäresis der Uropoden, die einen effektiven Rückstoß ermöglicht, zumindest kurzzeitig (etwa für Fluchtbewegungen) durchaus schwimmfähig. Das Fehlen von Laufspuren oder Bauten zeigt, daß sie normalerweise nicht im Bereich der Plattenkalk-Sedimentation gelebt haben kann, sondern in etwas seichteren, von Bioturbation des Sediments geprägten Bereichen. Eine sehr enge Nachbarschaft zum einstigen Lebensraum wird durch eine Exuvie belegt (Taf. 1, Fig. 4), deren beide vordere Scherenarme nach hinten unter den Cephalothorax geschlagen sind. Ähnliche Funde bei Arten der Eryoniden-

Gattung *Cycleryon* aus dem Nusplinger und Solnhofener Plattenkalk lassen darauf schließen, daß diese Stellung auf den Häutungsvorgang zurückzuführen ist. Das Nusplinger Stück ist mit Antennen und Mundwerkzeugen erhalten. Bei kleinen Individuen erfolgte das Schlüpfen beim Häutungsvorgang hingegen offenbar aus dem vorderen Teil des Cephalothorax, so daß den entsprechenden Exuvienfunden meistens der Vorderrand des Cephalothorax mit den Antennen und den Mundwerkzeugen fehlt.

Ähnlich wie bei *Antrimpos speciosus* fanden sich auch bei *Coleia longipes* körperlich erhaltene, leicht in das Sediment eingegrabene Abdomina ohne den vollständigen zugehörigen Cephalothorax (Taf. 3, Fig. 3). Hier dürfte es sich um Reste handeln, die einem Freßfeind zufällig wieder aus dem Maul gefallen sind, am Meeresboden noch einige Zuckungen ausführten und sich dabei etwas in das Sediment einwühlten. Bei einem Individuum waren vor der Einbettung die beiden vorderen Pereiopoden amputiert worden (Taf. 3, Fig. 1). Für diese Verletzung könnte ein Artgenosse verantwortlich gewesen sein. Die langen, im Vergleich mit den pinzettenförmigen Scherenarmen bei der ebenfalls im Nusplinger Plattenkalk vorkommenden Garnele *Dusa* doch recht groben Extremitäten deuten vielleicht darauf hin, daß sich *Coleia* zumindest zeitweise partiell in ein weiches Substrat eingrub und in diesem Zustand mit den vorderen Pereiopoden die Umgebung nach Nahrung absuchte.

Unsicher ist die Bedeutung der in Bezug zur Körperlänge ungewöhnlich großen, runden Facettenaugen, die aus mehr als 7000 Facetten bestehen. Die Seitenlänge eines einzelnen Ommatidiums beträgt etwa 78 µm (rezenter Flußkrebs *Astacus leptodactylus*: 75 µm). Ein ähnlicher, noch wesentlich stärker ausgeprägter Fall liegt bei dem eigentümlichen Arthropoden *Clausocaris* aus dem Solnhofener Plattenkalk vor. Dort werden die großen, leistungsfähigen Augen mit einer räuberischen Lebensweise erklärt (Polz 1992). Am wahrscheinlichsten erscheint uns eine Lebensweise in einer Wassertiefe, in die zwar noch geringe Lichtmengen vordringen, aber bereits Anpassungen an reduzierte Lichtverhältnisse notwendig waren. Vermutlich handelte es sich bei den facettenreichen Augen von *Coleia longipes* um Superpositionsaugen, die durch ihre spezielle Physiologie (vgl. Kunze 1985) zweifellos eine besonders gute Ausnutzung des Lichts ermöglichten. In noch größeren Tiefen müßte hingegen eher mit einer Reduktion der Augen gerechnet werden, wie man sie bei rezenten Tiefseeformen, darunter den Polychelidae, beobachtet (Balss 1924: 177, 1944: 402). Ein ausgeprägter Lichtsinn bei *Coleia longipes* muß auch deswegen angenommen werden, weil die Antennen verhältnismäßig kurz sind, und zwar wesentlich kürzer als der Aktionsradius, der durch die Länge der Pereiopoden vorgegeben ist. Ob dieser Lichtsinn speziell für die Nahrungssuche eingesetzt wurde oder auch zur frühzeitigen Erkennung von potentiellen Freßfeinden diente, muß offen bleiben.

Möglicherweise besteht eine Gemeinsamkeit des Nusplinger Plattenkalks mit dem unterliassischen Vorkommen von *Coleia*-Arten bei Osteno (Lombardei, Italien) im Vorhandensein von Kieselschwammrasen in der Umgebung, die dort ebenso wie in Nusplingen einen sehr hohen Gehalt an Spicula im Sediment bedingten. Das Zurücktreten solcher Schwammrasen in der Umgebung der ausgedehnten Plattenkalkvorkommen von Solnhofen und Eichstätt erklärt auch das dort vollständige Fehlen von Vertretern der Gattung *Coleia*. Andererseits haben der Solnhofener Plattenkalk und das liassische Vorkommen von Osteno das Vorkommen von *Clausocaris*-artigen Thylacocephala gemeinsam. Im Nusplinger Plattenkalk fehlt *Clausocaris* zwar, dagegen konnte bei der neuen Grabung die kleinere Art *Mayrocaris bucculata* Polz, ein anderer Vertreter dieser Gruppe, erstmals nachgewiesen werden.

Die Gattung *Coleia* soll nach Glaessner (1969) bis in die Unter-Kreide von Indien reichen, wohingegen Pinna (1968) die Gattung auf den Unterjura beschränkt sah. Möglicherweise beruht die Angabe von Glaessner auf einem Irrtum. Bei der indischen Art dürfte es sich um die Art *Coleia* cf. *barrovensis* (McCoy) handeln, die dieser Autor aus dem vorderindischen Unterlias anführte (1929: 130). *Coleia longipes* (O. Fraas) wäre dann die jüngste bekannte Art dieser Gattung, wobei zwischen dem Toarcium und dem Ober-Kimmeridgium bisher keine Bindeglieder beschrieben worden sind. Wir vermuten, daß *C. longipes* an einen ganz speziellen Biotop angepaßt war, der nur ein sehr geringes geologisches Überlieferungspotential besaß. Dies würde auch die fehlenden Nachweise aus der Zeit zwischen dem späten Unterjura und dem jüngsten Ober-Kimmeridgium erklären.

5. Literatur

Balss, H. (1924): Studien an fossilen Decapoden II. – Paläont. Z., **6**: 174–184, 9 Abb., 1 Tab.; Berlin.

– (1944): Decapoda. – *In*: Bronn, H. G.: Klassen und Ordnungen des Tierreichs. **5**, 1/7, 3. Lieferung. S. 321–480, 156 Abb.; Leipzig (Akademische Verlagsgesellschaft Becker & Erler).

Beurlen, K. (1928): Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. – Palaeontographica, **70**: 115–278, 3 Taf., 31 Abb.; Stuttgart.

Broderip, W. J. (1835): Description of some fossil Crustacea and Radiata. – Proc. geol. Soc. London, **2**: 201–202; London.

Dietl, G, Dietl, O., Kapitzke, M., Rieter, M., Schweigert, G., Ilg, A. & Hugger, R. (1997): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1996. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **153**: 185–203, 6 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

Dietl, G, Kapitzke, M., Rieter, M., Schweigert, G., Zügel, P. & Hugger, R. (1998): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1997. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **154**: 63–74, 4 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

Dietl, G., Dietl, O., Kapitzke, M., Rieter, M., Schweigert, G., Bantel, G. & Hugger, R. (1999, im Druck): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1998. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **155**, 4 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

Dietl, G., Schweigert, G., Franz, M. & Geyer, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **265**: 1–37, 3 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

Engel, T. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg, 3. Aufl. XXX+645 S., 6 Taf., 261 Abb., 5 Profile, 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart).

Förster, R. (1969): Epökie, Entökie, Parasitismus und Regeneration bei fossilen Dekapoden. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **9**: 45–59, 2 Taf.; München.

Fraas, O. (1855): Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **11**: 76–107, 1 Taf.; Stuttgart.

Frickhinger, K.-A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 S., 600 Abb.; Korb (Goldschneck).

– (1999): Die Fossilien von Solnhofen, 2. 190 S., 288+21 Abb.; Korb (Goldschneck).

Glaessner, M. F. (1929): Fossilium Catalogus, I. Animalia, 41, Crustacea decapoda. 464 S.; Berlin (Junk).

– (1969): Decapoda. – *In*: Moore, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda **4/2**: 399–651, 181 Abb.; Boulder/Colorado (University of Kansas and Geol. Soc. of America).

Jäger, M. & Fraaye, R. (1996): The diet of the early Toarcian ammonite *Harpoceras falciferum*. – Palaeontology, **40**: 557–574, 8 Taf., 1 Abb.; London.

Knebel, W. v. (1907): Die Eryoniden des oberen Weissen Jura. – Arch. Biontologie, **2/2**: 193–233, 5 Taf., 2 Abb.; Berlin.

Kunze, P. (1985): Die abbildenden Systeme in den Superpositionsaugen von Arthropoden. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **140**: 15–56, 28 Abb.; Stuttgart.

Land, M. F. (1976): Superposition images are formed by reflection in the eyes of some oceanic decapod crustacea. – Nature, **263**: 764–765; London.

Oppel, A. (1862): Über jurassische Crustaceen. – Palaeont. Mitt., **1**: 1–120, 38 Taf.; Stuttgart.

Pinna, G. (1968): Gli Eryonidei della nuova fauna sinemuriana a crostacei decapodi di Osteno in Lombardia. – Atti Soc. ital. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano, **107**: 93–134, 16 Taf., 10 Abb.; Milano.

Polz, M. (1992): Zur Lebensweise der Thylacocephala (? Crustacea). – Archaeopteryx, **10**: 1–12, 8 Abb.; Eichstätt.

Quenstedt, F. A. (1856–1857): Der Jura. 842 S., 100 Taf., 45 Abb.; Tübingen (Laupp).

– (1883–1885): Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Aufl. 608 S., 100 Taf.; Tübingen (Laupp).

Schweigert, G. (1997): Bibliographie des Nusplinger Plattenkalks (1823–1997). – Profil, **11**: 341–349, 1 Abb.; Stuttgart.

– (1998): Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **267**: 1–61, 12 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

Schweizer, V. (1994), unter Mitarbeit von Franz, M., Müller, S. & Münzing, K.: Geol. Kt. Baden-Württemberg 1:25000, Erläuterungen Bl. 7819 Meßstetten. 112 S., 10 Abb., 7 Tab., 1 Beil.; Freiburg i. Br. & Stuttgart (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg).

van Straelen, V. (1923): Description de Crustacés décapodes macroures nouveaux des Terrain secondaires. – Ann. Soc. Roy. Zool. Malacol. Belg., **53**: 84–93, 10 Abb.; Bruxelles.

– (1924–1925): Contributions à l'étude des crustacées décapodes de la période jurassique. – Mém. Acad. Roy. Belg., 2ème sér., **7**: 1–462, 10 Taf.; Bruxelles.

Teruzzi, G. (1990): The genus *Coleia* Broderip, 1835 (Crustacea, Decapoda) in the Sinemurian of Osteno in Lombardy. – Atti Soc. ital. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano, **131**: 85–104, 18 Abb.; Milano.

Anschrift der Verfasser:

Dr. G. Schweigert, Dr. G. Dietl, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D–70191 Stuttgart; E-mail: schweigert@gmx.de

Tafel 1

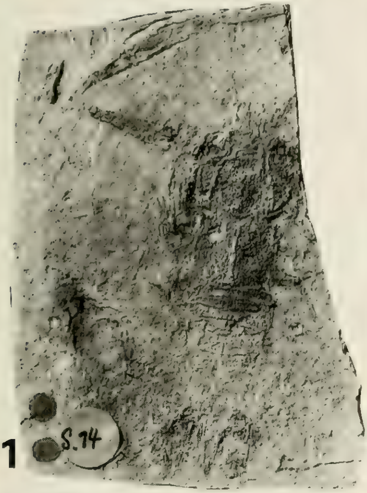
Fig. 1. *Coleia longipes* (O. Fraas), Lectotypus (Orig. zu Oppel 1862, Taf. 3, Fig. 3). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, tiefere Plattenkalkschichten (nach Lithologie); SMNS Inv.-Nr. 64001 (Coll. O. Fraas). – x1.

Fig. 2. *Coleia longipes* (O. Fraas). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 50–55 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63744 (Grabung Museum 1996, präp. M. Kapitzke). – x1.

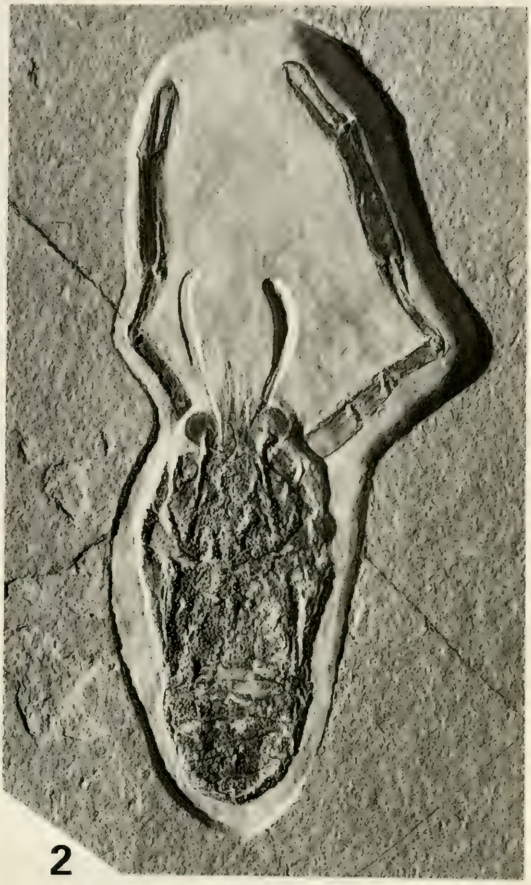
Fig. 3. *Coleia longipes* (O. Fraas). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 25–35 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63595 (Grabung Museum 1998, präp. M. Rieter). – x1.

Fig. 4. *Coleia longipes* (O. Fraas). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 55–65 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63724 (Grabung Museum 1998, präp. M. Rieter). – x1.

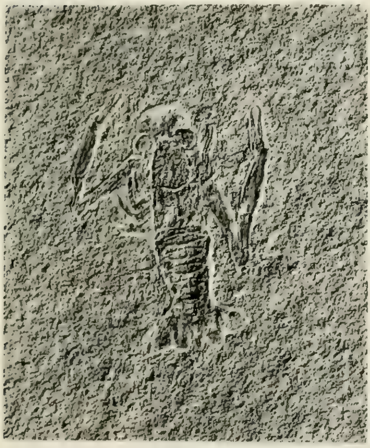
Fig. 5. *Coleia longipes* (O. Fraas). Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 20–30 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63833 (Grabung Museum 1996, präp. M. Kapitzke). – x1.



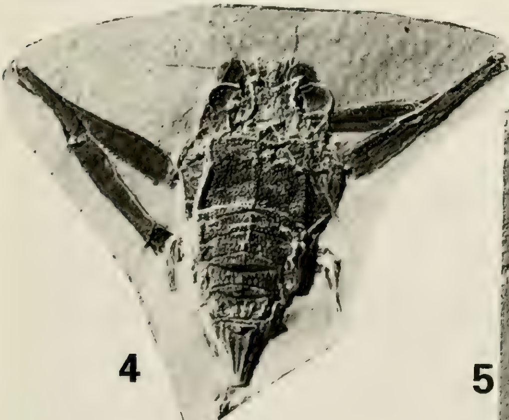
1



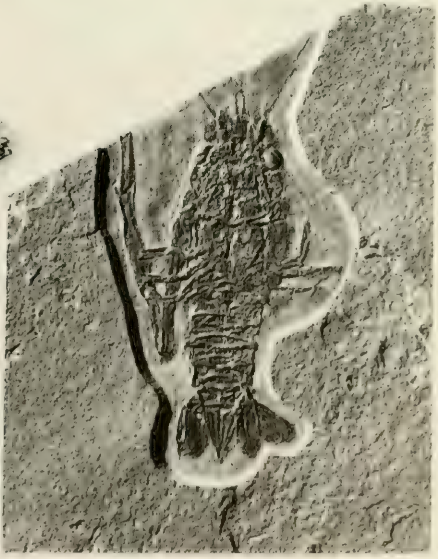
2



3



4



5

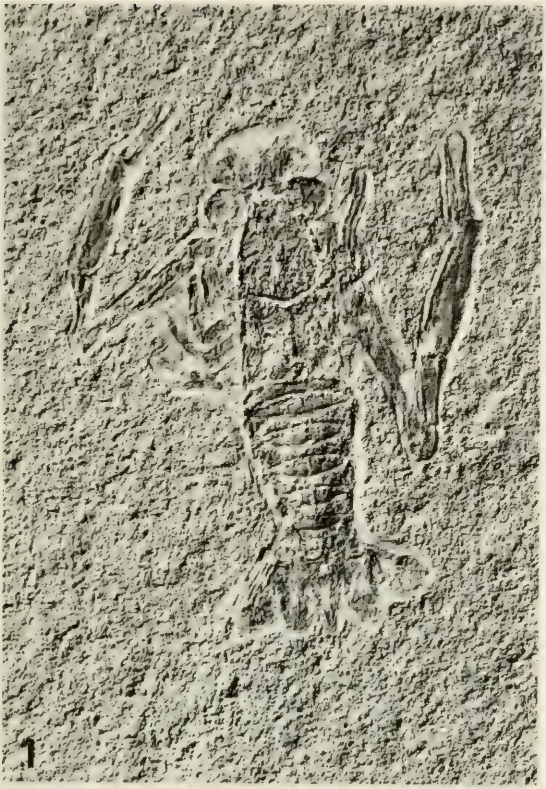
Tafel 2

Fig. 1. *Coleia longipes* (O. Fraas). Vergrößertes Exemplar von Taf. 1, Fig. 3. – x2.

Fig. 2. *Coleia longipes* (O. Fraas), Exuvie ohne Mundwerkzeuge. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 30–35 v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63296 (Grabung Museum 1994, präp. M. Rieter). – x1.

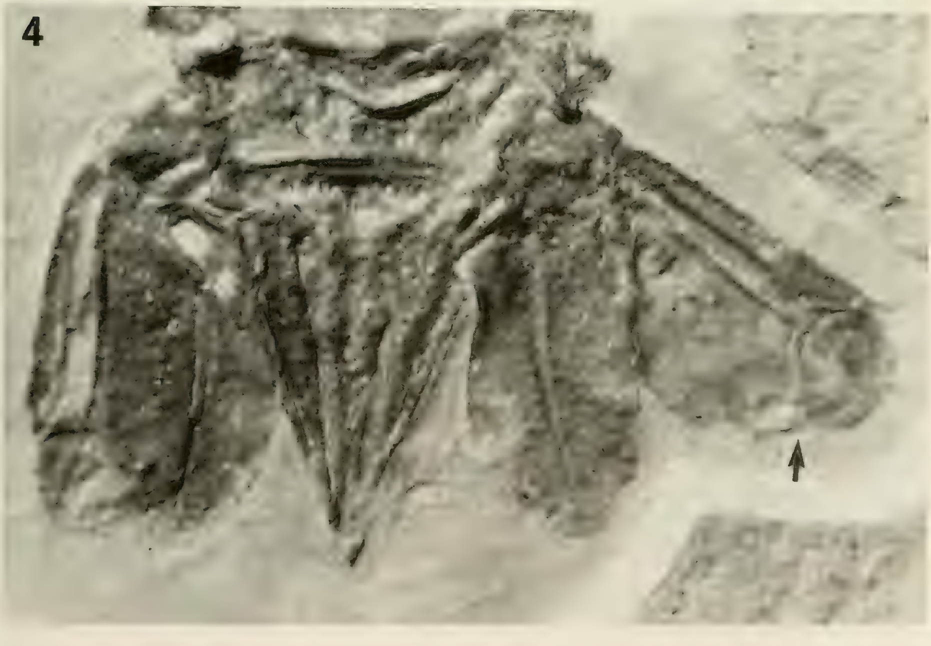
Fig. 3. *Coleia longipes* (O. Fraas), juveniles, teilweise eingegrabenes Exemplar, von der Unterseite her freigelegt. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 0–5 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63826 (Grabung Museum 1995, präp. M. Rieter). – x1.

Fig. 4. *Coleia longipes* (O. Fraas), vergrößerter Ausschnitt vom Telson mit den Uropoden bei dem Exemplar von Taf 1, Fig. 5. Man beachte die deutliche Diäresis (Pfeil) der Exopoditen.


1

2

3


4

Tafel 3

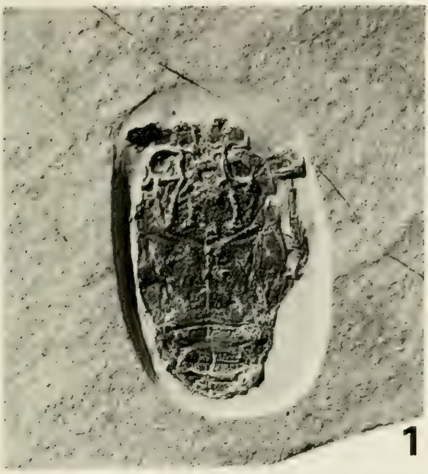
Fig. 1. *Coleia longipes* (O. FRAAS), Exemplar mit abgekniffenen Scherenarmen. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 10–15 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63729 (Grabung Museum 1998, präp. M. RIETER). – x1.

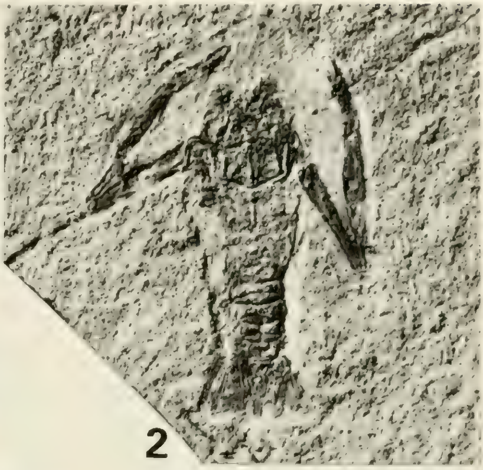
Fig. 2. *Coleia longipes* (O. FRAAS) Vergrößertes Exemplar von Taf. 2, Fig. 2. – x2.

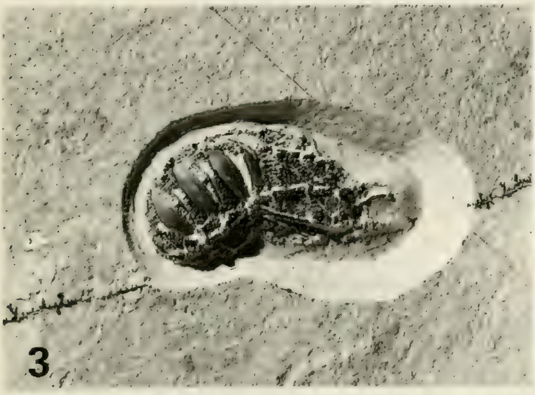
Fig. 3. *Coleia longipes* (O. FRAAS), umgeschlagenes Abdomen mit Resten des Cephalothorax. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 10–15 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63383 (Grabung Museum 1994, präp. M. RIETER). – x1.

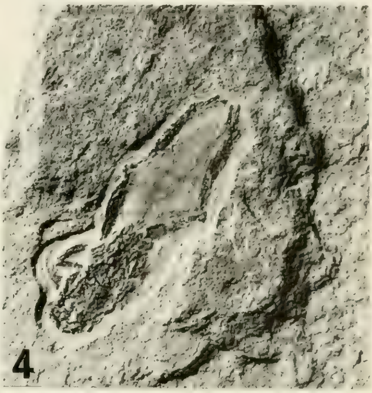
Fig. 4. *Coleia longipes* (O. FRAAS), juveniles Exemplar. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 40–50 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 63735 (Grabung Museum 1996, präp. M. KAPITZKE). – x1.

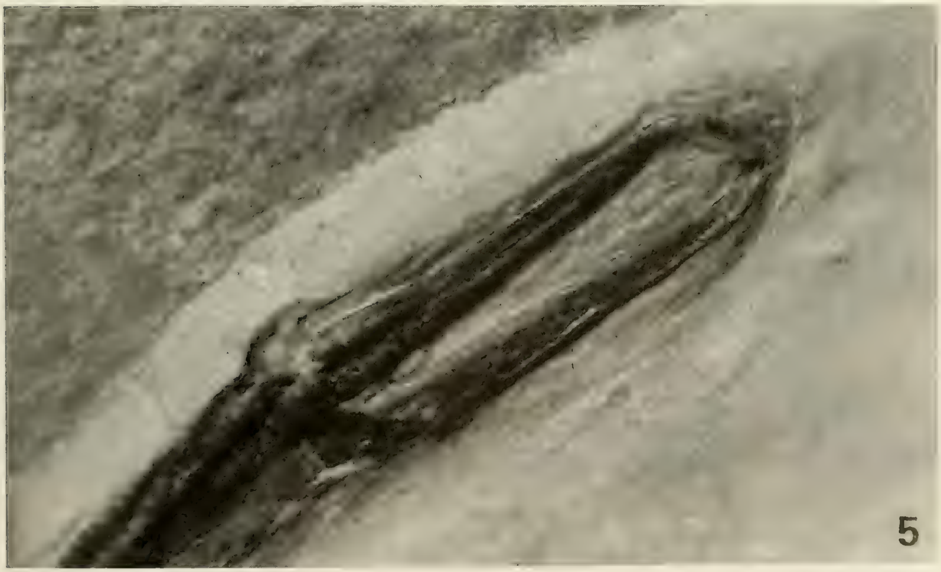
Fig. 5. Vergrößerte Ansicht der Schere des 1. Pereiopoden von *Coleia longipes* (O. FRAAS) bei dem Exemplar von Taf. 1, Fig. 2.


1


2


3


4

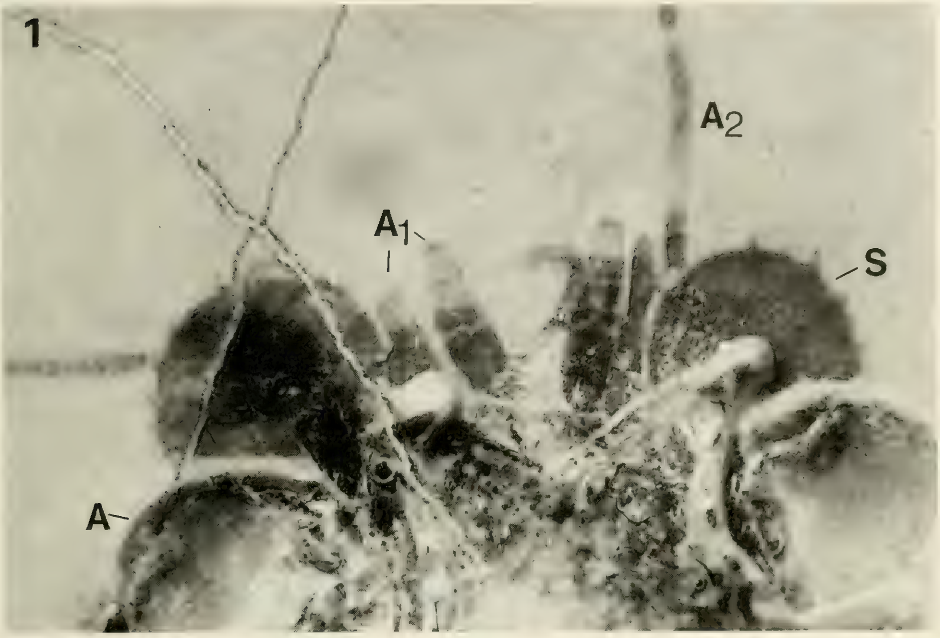

5

Tafel 4

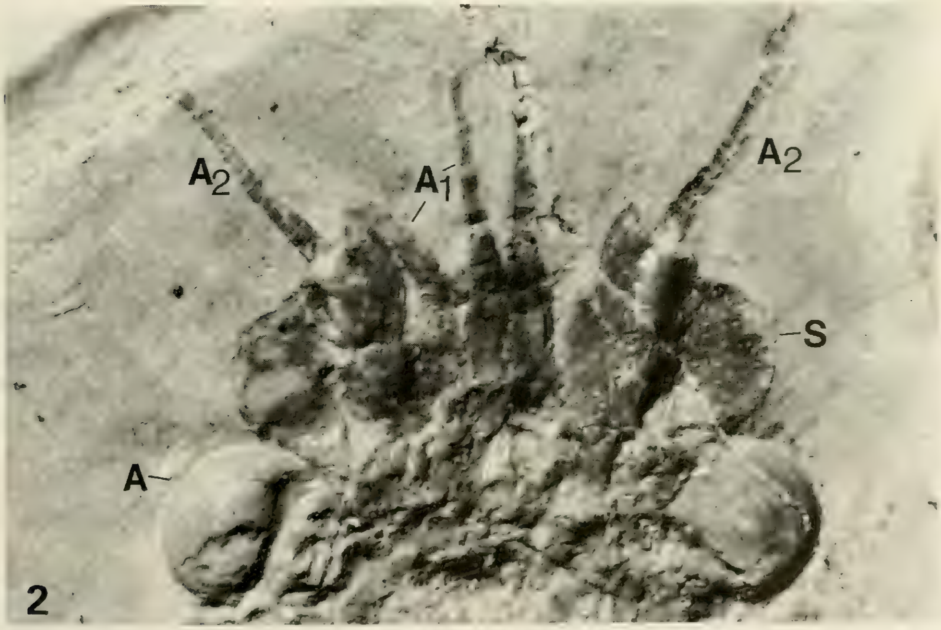
Fig. 1. Vergrößerte Ansicht der Oberseite des Cephalothorax-Vorderrands von *Coleia longipes* (O. FRAAS) bei dem Exemplar von Taf. 1, Fig. 4. Sichtbar sind die ersten (A_1) und zweiten Antennen (A_2), die Scaphoceriten (S) und die Augen (A). – x7.

Fig. 2. Vergrößerte Ansicht der Unterseite des Cephalothorax-Vorderrands von *Coleia longipes* (O. FRAAS) bei dem Exemplar von Taf. 1, Fig. 5. Sichtbar sind die ersten (A_1) und zweiten Antennen (A_2), die Scaphoceriten (S) und die Augen (A). Man beachte die beilförmige Gestalt der basalen Antennenglieder. – x7.

1



2

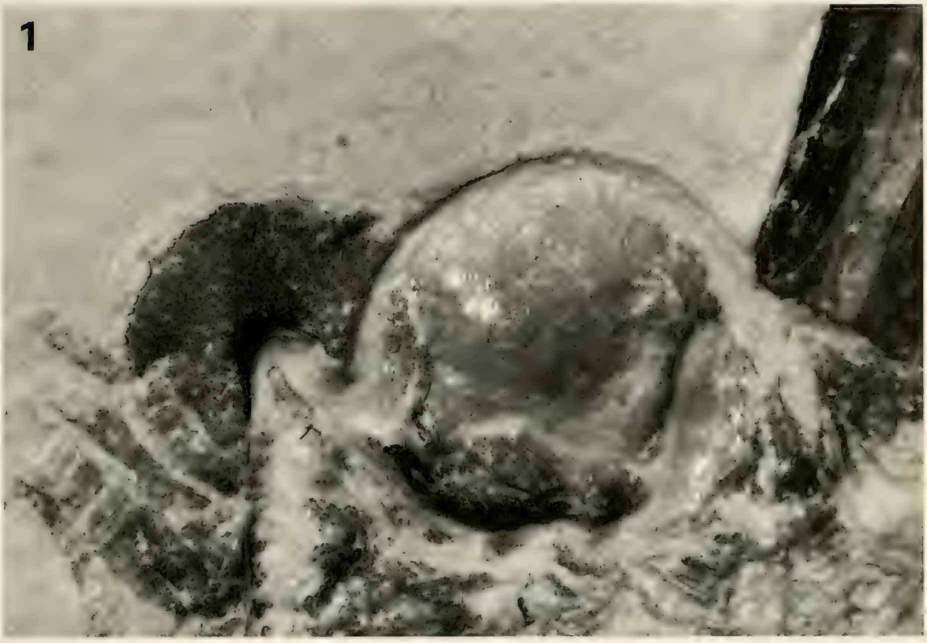


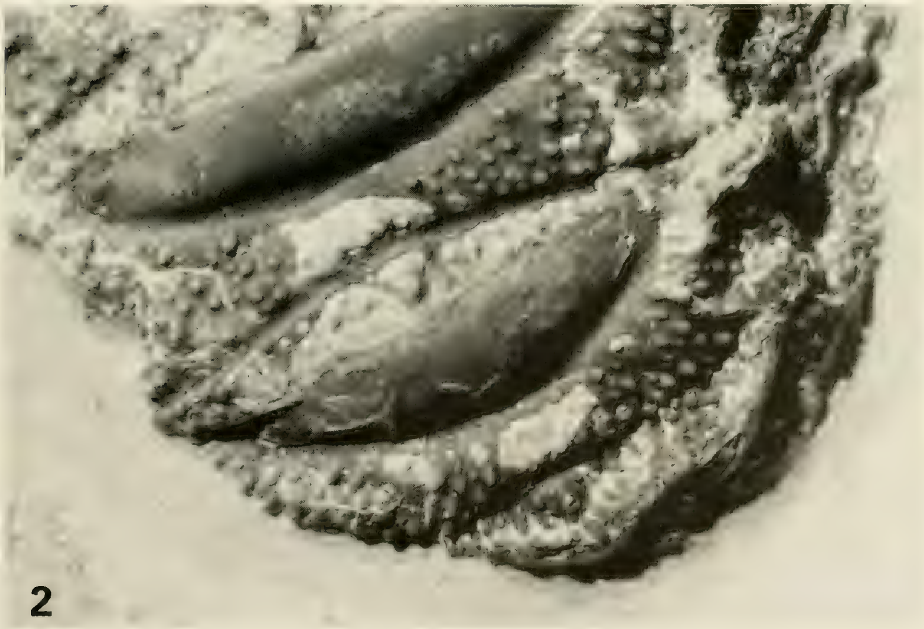
Tafel 5

Fig. 1. Vergrößerte Ansicht eines Facettenauges von *Coleia longipes* (O. Fraas) bei dem Exemplar von Taf. 1, Fig. 4. – Ca. x10.

Fig. 2. Skulptur der Abdominalsegmente von *Coleia longipes* (O. Fraas) bei dem Exemplar von Taf. 3, Fig. 3. – Ca. x7,5.

1





2

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

E
937

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 275	9 S., 7 Abb.	Stuttgart, 20. 8. 1999

Heterophlebia buckmani (BRODIE 1845) (Odonata: „Anisozygoptera“) – das erste Insekt aus dem untertoarcischen Posidonienschiefer von Holzmaden (Württemberg, SW Deutschland)

Heterophlebia buckmani (BRODIE 1845) (Odonata: „Anisozygoptera“) – the first insect from the Lower Toarcian Posidonia Shale of Holzmaden (Württemberg, SW Germany)

Von Jörg Ansorge, Greifswald

Mit 7 Abbildungen

Abstract

The first insect from the Lower Toarcian Posidonienschiefer (“Posidonia Shale”) of Holzmaden (Württemberg, SW Germany), a fore wing of *Heterophlebia buckmani* (BRODIE 1845) (Odonata: “Anisozygoptera”), is described from the “Unterer Stein” (“Lower Stone”), a concretion-like carbonate layer. The holotypes of the Upper Liassic *Heterophlebia dobbertinensis* HANDLIRSCH 1939, *Heterophlebia gracilis* HANDLIRSCH 1939, *Systellothemis reticulata* HANDLIRSCH 1939 from Dobbertin (Mecklenburg) and *Heterophlebia proxima* BODE 1905 from the Brunsvick area (Lower Saxony) are revised and considered younger synonyms of *H. buckmani.* Besides a collecting bias, the rarity of insects in the Posidonia Shale of Holzmaden probably results from a larger distance of the sedimentation area to the Vindelician mainland.

Zusammenfassung

Der erste Insektenfund im untertoarcischen Posidonienschiefer von Holzmaden (Württemberg, SW-Deutschland), ein Vorderflügel von *Heterophlebia buckmani* (BRODIE 1845) (Odonata: „Anisozygoptera“), stammt aus dem Unteren Stein, einer konkretionsartigen Karbonatlage. Die Holotypen von *Heterophlebia dobbertinensis* HANDLIRSCH 1939, *Heterophlebia gracilis* HANDLIRSCH 1939 sowie *Systellothemis reticulata* HANDLIRSCH 1939 aus dem Oberen Lias von Dobbertin (Mecklenburg) sowie *Heterophlebia proxima* BODE 1905 aus der Braunschweiger Gegend werden revidiert und als Synonyma von *H. buckmani* betrachtet. Neben einer subjektiven Erfassungslücke dürfte die Seltenheit von Insekten im Posidonienschiefer von Holzmaden in erster Linie auf die größere Landferne des Ablagerungsraumes zurückzuführen sein.

1. Einleitung

Der schwäbische Posidonienschiefer ist eine der bedeutendsten Fossillagerstätten des Jura. Unter außergewöhnlichen Erhaltungsbedingungen sind Vertreter vieler mariner Tiergruppen überliefert (HAUFF & HAUFF 1981, RIEGRAF et al. 1984, SEILACHER 1990, URLICHS, WILD & ZIEGLER 1986). Als Zeugen terrestrischen Lebens fand sich neben Resten gagatisierten Treibholzes und vereinzelten Pflanzenfossilien auch der Rest eines Dinosauriers (*Ohmdenosaurus liasicus* WILD 1978).

Insekten, wie sie aus den Kalkkonkretionen des Posidonienschiefers der Umgebung von Braunschweig (BODE 1905, 1953), bzw. den altersgleichen Tonen von Dobbertin (u.a. GEINITZ 1880, 1884, 1887, HANDLIRSCH 1906–08, 1920–21, 1939, ZESSIN 1982) und Grimmen (ANSORGE 1996) in außerordentlicher Vielfalt beschrieben wurden, waren aus dem schwäbischen Posidonienschiefer bisher nicht bekannt. Auch im fränkischen Posidonienschiefer wurden Insekten aus der Gegend von Bamberg (KUHN 1951, 1952) sowie Kerkhofen (BERGER 1989, BRACHERT 1987, SCHMIDT-KALER 1992) beschrieben. Weitere Insekten-Fundstellen im Oberen Lias liegen bei Bascharage in Luxemburg und im angrenzenden Belgien (u.a. NEL et al. 1993, DELSATE et al. 1992) sowie in Gloucestershire/England (u.a. TILLYARD 1925, 1933).

1994 fand K. DOBLER im Schieferbruch Kromer in Holzmaden im Unteren Stein (Schwarzer Jura ε II_5), einer konkretionsartigen Karbonatbank von ca. 17 cm Mächtigkeit, einen Libellenflügel, der hier beschrieben wird. In diesem Zusammenhang werden drei von HANDLIRSCH (1939) aus dem Oberen Lias (*falciferum*-Zone) von Dobbertin beschriebene Heterophlebiiden revidiert, da durch eine Präparation der Typusexemplare neue Erkenntnisse zu deren systematischen Position gewonnen werden konnten. Desweiteren wird der Holotypus von *Heterophlebia proxima* BODE 1905 aus dem Unteren Toarcium von Braunschweig (Schandelah) neu abgebildet.

2. Beschreibung

Ordnung Odonata FABRICIUS 1793
Unterordnung „Anisozygoptera“ HANDLIRSCH 1906
Familie Heterophlebiidae HANDLIRSCH 1906

Gattung *Heterophlebia* WESTWOOD 1849

Typusart: *H. buckmani* (BRODIE 1845).
Syn. nov.: *Systellothemis* HANDLIRSCH 1939: 27.

Heterophlebia buckmani (BRODIE 1845)

Abb. 1–6

* 1845 *Agrion buckmani* n. sp. – BRODIE: 102, Taf. 8, Fig. 2.
1849 *Heterophlebia dislocata* n. sp. – WESTWOOD: 35, Taf. 2, Fig. A.
v 1905 *H. proxima* n. sp. – BODE: 229, Taf. 7, Fig. 9.
v 1906 *H. geinitzi* n. sp. – HANDLIRSCH: 467; Taf. 42; Fig. 4, 5.
1925 *H. angulata* n. sp. – TILLYARD: 32, Fig. 12.
1939 ? *H. tillyardi* n. sp. – HANDLIRSCH: 25.
v 1939 *H. geinitziella* n. sp. – HANDLIRSCH: 26, Taf. 1, Fig. 10.
v 1939 *H. megapolitana* n. sp. – HANDLIRSCH: 26, Taf. 1, Fig. 11.

v 1939 *H. dobbertinensis* n. sp. – Handlirsch: 27, Taf. 1, Fig. 12.
v 1939 *H. germana* n. sp. – Handlirsch: 27, Taf. 1, Fig. 13.
v 1939 *H. gracilis* n. sp. – Handlirsch: 27, Taf. 2, Fig. 14.
v ? 1939 *H. similis* n. sp. – Handlirsch: 27, Taf. 2, Fig. 9.
v ? 1939 *H. debilis* n. sp. – Handlirsch: 27, Taf. 1, Fig. 8.
v 1939 *Systellothemis reticulata* n. sp. – Handlirsch: 27, Fig. 15.
1953 *Heterophlebia proxima* Bode – Bode: Taf. 2, Fig. 14–18.
1982 *H. megapolitana* Handlirsch, 1938. – Zessin: 103, Taf. 8, Fig. 1–4.
non 1983 *H. proxima* Bode. – Krüger: Abb. 6.11.
v 1986 *H. megapolitana* Handlirsch, 1938. – Ansorge: 26, 3 Abb.
? 1987 *H.* aff. *dislocata* Broche. – Brachert: Taf. 19, Fig. 1.
1989 *H. dobbertinensis* Handlirsch 1939 – Herrig & Nestler: Abb. 8 (Holotypus).
1993 *H. buckmani.* – Nel et al.: Fig. 113–128.
v 1996 *H. buckmani.* – Ansorge: Taf. 2, Fig 1–2, Abb. 5.

Holotypus: I 11343 (Natural History Museum London), Oberer Lias von Dumbleton (Gloucestershire/England).

Holzmaden

Vorderflügel SMNS 62736 als Druck und Gegendruck im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart.

Beschreibung: [Abb. 1–2] Es liegt ein isolierter, 36 mm langer und max. 9,1 mm breiter Vorderflügel vor, von dem lediglich die äußerste Flügelspitze und kleine Bereiche des Zwischengeäders nicht erhalten sind. Zwei Antenodalqueradern (anq), zwischen Costa und Subcosta, die Anzahl der Postnodalqueradern ist wegen der Beschädigung des Vorderrandes nicht zu ermitteln. Zwischen CuA und MP befinden sich 17–18 Flügelrandzellen, zwischen MP und MA 15, zwischen MA und RP$_{3+4}$ 9 sowie zwischen RP$_{3+4}$ und IR$_2$ 11 Flügelrandzellen. CuA erscheint distal gegabelt.

Dobbertin

Holotypus von *Heterophlebia dobbertinensis* Handlirsch 1939 (S. 26, Taf. 1, Fig. 12) – Vorderflügel (SGWG 123/183, Druck und Gegendruck) im Institut für Geologische Wissenschaften der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald.

Beschreibung: [Abb. 3] Es handelt sich um einen isolierten, 35 mm langen und max. 8 mm breiten Vorderflügel. Durch Präparation konnten Basis und Flügelspitze freigelegt werden. Entgegen der Darstellung von Handlirsch befinden sich im antenodalen Costalfeld nur zwei Queradern. Die Zahl der postnodalen Queradern läßt sich aufgrund der Beschädigung des Pterostigmas nicht exakt ermitteln, hat aber vermutlich 18–19 betragen. Zwischen CuA und MP befinden sich 16 Flügelrandzellen, zwischen MP und MA 15, zwischen MA und RP$_{3+4}$ 10, zwischen RP$_{3+4}$ und IR$_2$ 11 sowie zwischen IR$_2$ und RP$_2$ 5 Flügelrandzellen. CuA erscheint distal gegabelt.

Holotypus von *Heterophlebia gracilis* Handlirsch 1939 (S. 27, Taf. 2, Fig. 14) – Vorderflügel (SGWG 123/190, Druck und Gegendruck) im Institut für Geologische Wissenschaften der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald.

Beschreibung: [Abb. 4] Ein max. 7,7 mm breites Fragment eines Vorderflügels, der durch Präparation zu etwa 2/3 freigelegt werden konnte. Zwischen CuA und MP befinden sich ca. 17 Flügelrandzellen.

Holotypus von *Systellothemis reticulata* Handlirsch 1939 (S. 27, Taf. 2, Fig. 15) – Vorderflügel (SGWG123/3, Druck und Gegendruck) im Institut für Geologische Wissenschaften der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald.

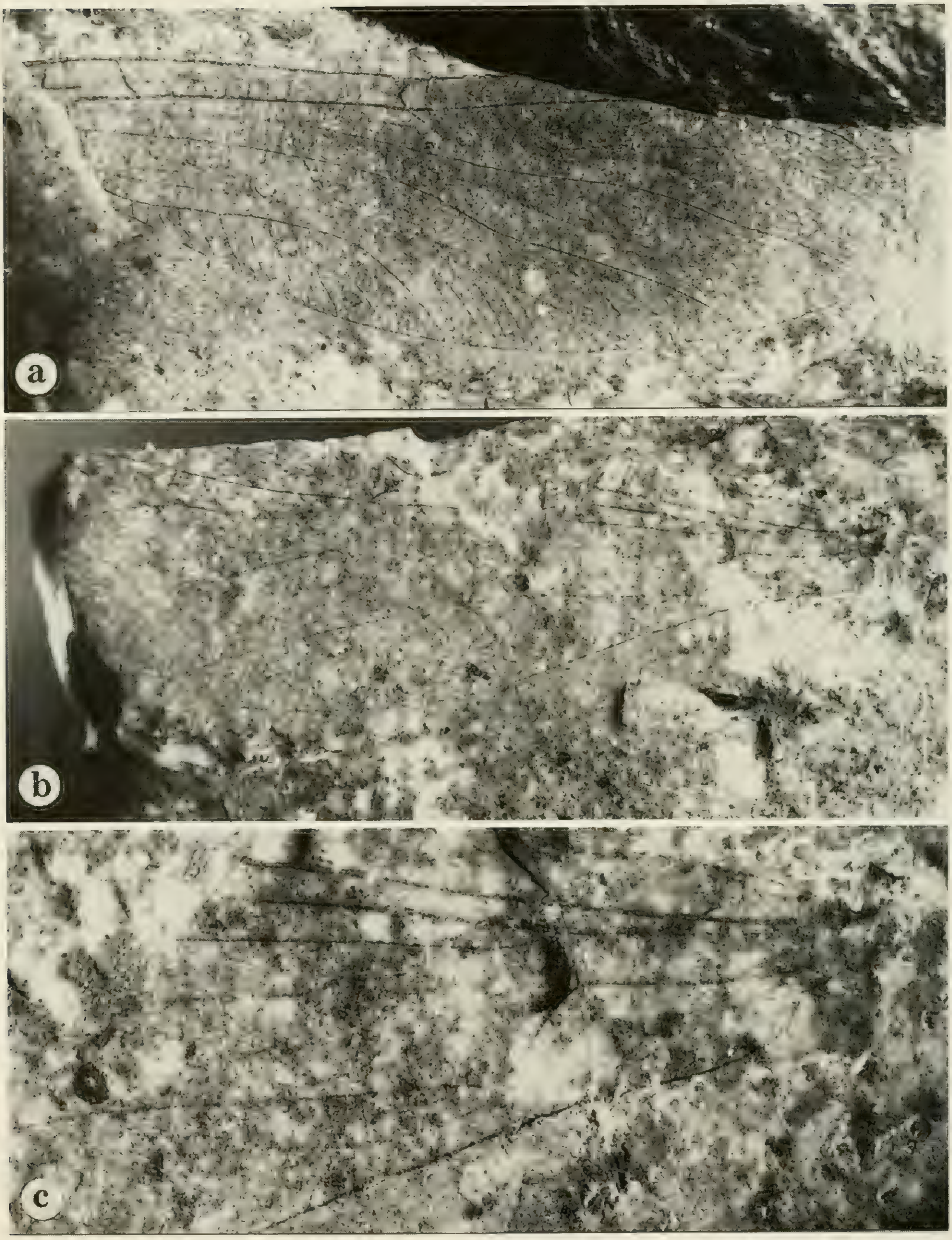


Abb. 1. *Heterophlebia buckmani* (Brodie 1845) – Vorderflügel aus dem „Unteren Stein“ (Posidonienschiefer) von Holzmaden (SMNS 62736). a–b: Druck und Gegendruck – Flügellänge 36 mm. c: Flügelbasis.

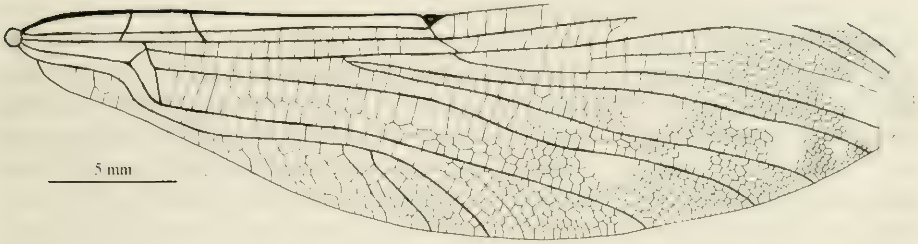


Abb. 2. *Heterophlebia buckmani* (Brodie 1845) – Vorderflügel aus dem „Unteren Stein" (Posidonienschiefer) von Holzmaden (SMNS 62736).

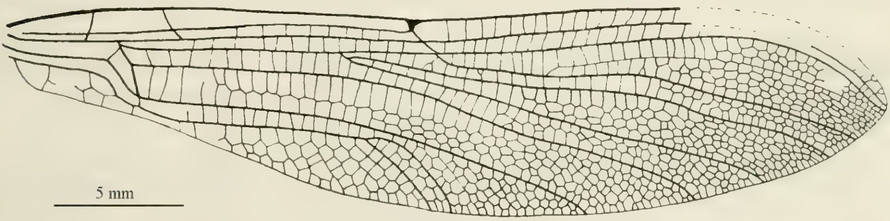


Abb. 3. *Heterophlebia buckmani* (Brodie 1845) – Holotypus (Vorderflügel) von *Heterophlebia dobbertinensis* Handlirsch 1939 (SGWG 123/183) aus dem Unteren Toarcium von Dobbertin.

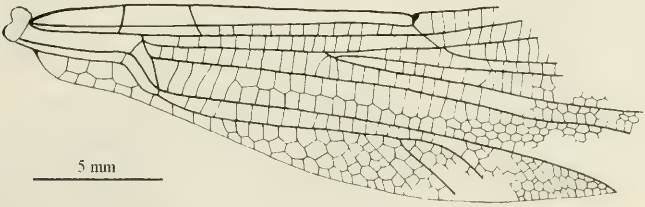


Abb. 4. *Heterophlebia buckmani* (Brodie 1845) – Holotypus (Vorderflügel) von *Heterophlebia gracilis* Handlirsch 1939 (SGWG 123/190) aus dem Unteren Toarcium von Dobbertin.

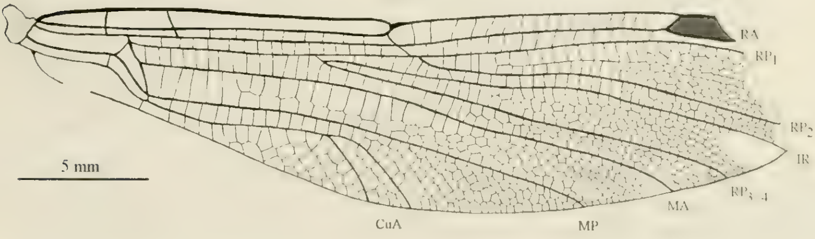


Abb. 5. *Heterophlebia buckmani* (Brodie 1845) – Holotypus (Vorderflügel) von *Systellothemis reticulata* Handlirsch 1939 (SGWG 123/3) aus dem Unteren Toarcium von Dobbertin.

Beschreibung: [Abb. 5] Es handelt sich um einen ca. 32 mm langen und max. 7,6 mm breiten Vorderflügel. Durch Präparation konnte die Flügelbasis freigelegt werden, was eine Klärung der systematischen Position von *Systellothemis* ermöglicht. Flügelbasis und Dreiecksbildung entspricht der bei *Heterophlebia*. Aufgrund des Verlaufes der Längsadern wurde bereits von CARPENTER (1992: 75) vermutet, daß es sich bei *Systellothemis* um ein Synonym von *Heterophlebia* handelt. Zwei Antenodalqueradern zwischen C und Sc sowie 17 Postnodalqueradern. Zwischen CuA und MP befinden sich 21 Flügelrandzellen, zwischen MP und MA 14, zwischen MA und RP_{3+4} 9 sowie zwischen RP_{3+4} und IR_2 10 Flügelrandzellen. Damit liegt *S. reticulata* durchaus im Variationsbereich von *Heterophlebia buckmani* und wird deshalb als jüngeres Synonym betrachtet.

Braunschweig (Schandelah)

Der Holotypus von *Heterophlebia proxima* BODE 1905 (S. 229, Taf. 7, Fig. 9) befindet sich in der Sammlung der wissenschaftlichen Originale der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe BGR in Berlin (NR. X 9549). Der Typus wird hier seitenverkehrt abgebildet um den Vergleich mit den anderen Flügeln zu erleichtern.

Beschreibung: [Abb. 6] Es handelt sich um einen ca. 34 mm langen und 8 mm breiten Vorderflügel. Zwei Antenodalqueradern zwischen C und Sc, 18 Postnodalqueradern. Zwischen CuA und MP befinden sich 15 Flügelrandzellen, zwischen MP und MA 12, zwischen MA und RP_{3+4} 8 sowie zwischen RP_{3+4} und IR_2 13 Flügelrandzellen. In der Abbildung des Holotypus durch BODE (1905, Taf. 7, Fig. 9) sind fälschlicherweise 7 Antenodalqueradern dargestellt. Die von BODE (1953) aus Beienrode (Taf. 2, Fig. 14) und Hondelage (Taf. 2, Fig. 15) beschriebenen Vorderflügel von *H. proxima* sind ebenfalls ungenügend abgebildet und für Vergleiche wenig geeignet.

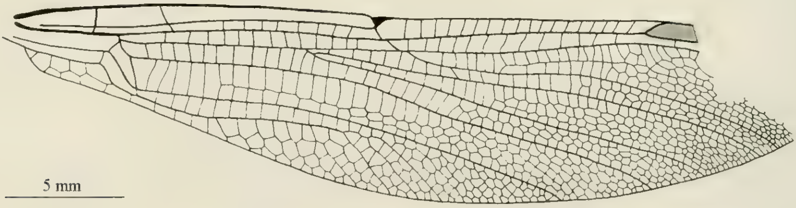


Abb. 6. *Heterophlebia buckmani* (BRODIE 1845) – Holotypus (Vorderflügel) von *Heterophlebia proxima* BODE 1905 aus dem Unteren Toarcium von Braunschweig (Schandelah). Sammlung der wissenschaftlichen Originale der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe BGR in Berlin (NR. X 9549).

3. Diskussion

Wie bei den rezenten Anisoptera bestand bei *Heterophlebia* ein deutlicher Sexualdimorphismus; so haben die Hinterflügel männlicher Tiere eine auffällig ausgeschnittene Analecke. Männliche Tiere waren im Vergleich mit den Weibchen auch größer (größte Länge eines männlichen Hinterflügels beträgt 42 mm beim Holotypus von *Heterophlebia megapolitana* HANDLIRSCH 1939). Die Unterschiede innerhalb der von verschiedenen altersgleichen oberliassischen Fundpunkten beschriebenen *Heterophlebia*-Arten bewegen sich im Bereich innerartlicher Variabilität, wie sie bei rezenten Libellen verschiedener Populationen festgestellt werden konnte (u.a. Yablokov et al. 1970). Vom Vefasser wird angenommen, daß *Heterophlebia* im Oberen Lias Europas nur mit einer Art vertreten ist. Nach dem bisher vorliegenden Material ist es nicht sicher möglich, verschiedene Arten glaubwürdig nach morphologischen Kriterien zu unterscheiden.

H. buckmani gehört zu den wenigen bisher von allen bedeutenderen oberliassischen Fundpunkten Mitteleuropas und Englands beschrieben Insektenarten: Grimmen (Ansorge 1986, 1996), Dobbertin (Handlirsch 1906–08, 1939, Zessin 1982), Braunschweig (Bode 1905, 1953), Kerkhofen (Brachert 1987), Bascharage (Nel et al. 1993), Gloucestershire (Brodie 1845, Tillyard 1925, Westwood 1849).

Ansorge (1996) konnte zeigen, daß sich die Insektenfaunen der einzelnen Fundpunkte sehr ähnlich sind. Zum Teil deutliche Unterschiede bestehen aber in der qua-

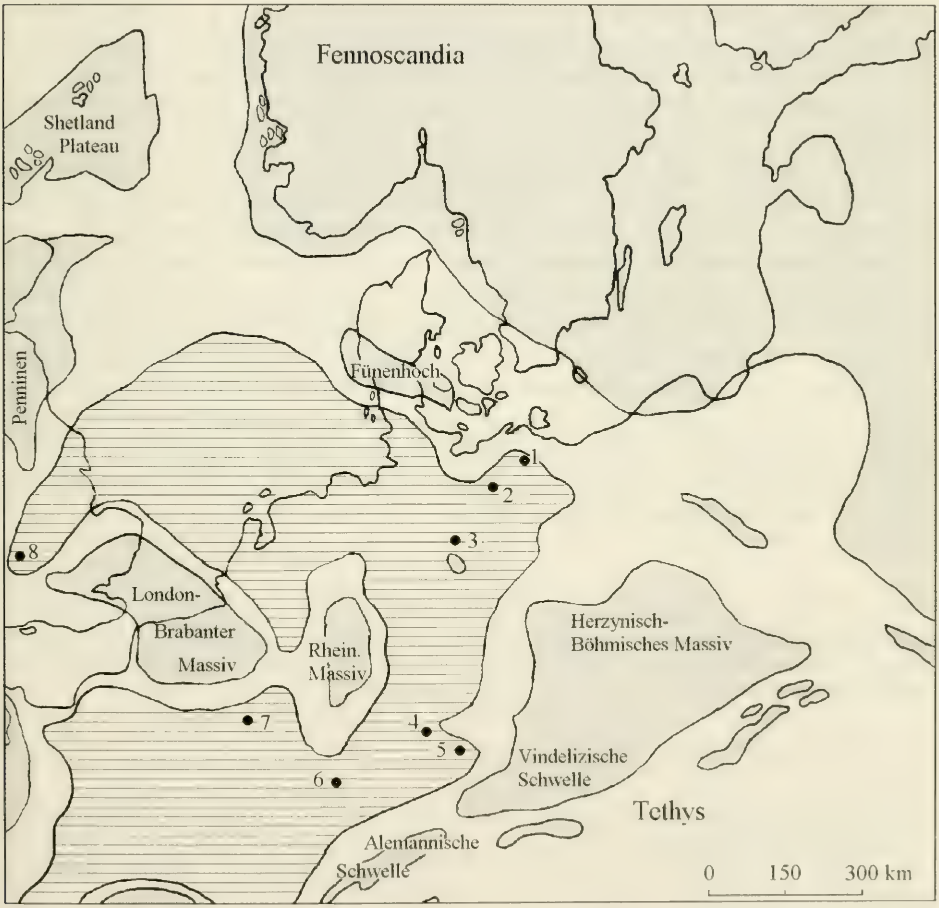

Fennoscandia
Shetland Plateau
Penninen
Fünenhoch
1
2
3
8
London-
Brabanter
Massiv
Rhein.
Massiv
Herzynisch-
Böhmisches Massiv
7
4
5
6
Vindelizische
Schwelle
Tethys
Alemannische
Schwelle
0
150
300 km

Abb. 7. Paläogeographie des Unteren Toarcium in Europa mit Fundstellen fossiler Insekten (verändert nach Ansorge 1996). 1: Grimmen; 2: Dobbertin; 3: Braunschweig; 4: Bamberg; 5: Kerkhofen; 6: Holzmaden; 7: Bascharage (Luxemburg); 8: Gloucestershire (England). –
Punktiert: Festland; schraffiert: maximale Verbreitung der bituminösen Fazies.

litativen und quantitativen Zusammensetzung der pflanzensaugenden Homoptera-Auchenorrhyncha. Auch innerhalb der Heteroptera und Coleorrhyncha deuten sich Unterschiede an. Räuberische Insekten (Odonata, Mecoptera), Heuschrecken und Dipteren scheinen gleichmäßiger über die einzelnen Fundorte verbreitet zu sein, als die pflanzensaugenden Insekten, was vermutlich aus unterschiedlichen Florenzusammensetzungen in den Herkunftsgebieten der Insekten resultiert.

Die Insektenreste im Toarcium sind in frühdiagenetischen Karbonatkonkretionen überliefert, die in Posidonienschiefer, bzw. in marine Tone eingeschaltet sind. Im Posidonienschiefer selbst wurde bisher erst in Holzmaden ein einziger schlecht erhaltener, unbestimmbarer Insektenrest gefunden, der im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart aufbewahrt wird. SEILACHER (1990) hält das Fehlen von Insekten im Holzmadener Posidonienschiefer für eine Erhaltungslücke.

Bei einer gezielten Suche im Unteren Stein in den Brüchen von Holzmaden fanden stud. geol. J. KOPPKA (Greifswald) und H. SONNTAG (Hirschburg) drei weitere bestimmbare, verhältnismäßig gut erhaltene Insektenreste. Da in den Schieferbrüchen von Holzmaden vornehmlich im Posidonienschiefer gesammelt wird und dem Fossilinhalt der konkretionsartigen Karbonatlagen wenig Aufmerksamkeit geschenkt wird, dürfte das bisherige Fehlen von Insektenfunden auf einer Fundlücke beruhen.

Falls letztendlich doch von einer Seltenheit von Insektenresten im schwäbischen Posidonienschiefer ausgegangen werden muß, kann diese auch aus einer größeren Entfernung des Ablagerungsraumes von den im Bereich der Vindelizischen oder Alemannischen Schwelle gelegenen terrestrischen Lebensräumen der Insekten resultieren. Entsprechend der paläogeographischen Situation im Toarcium (Abb. 7) lassen sich die Insekten der verhältnismäßig küstennahen Fundpunkte von Dobbertin und Grimmen von Fennoskandia, bzw. dem Fünenhoch, die Braunschweiger Insekten vom Rheinischen Massiv oder dem Nordrand der Herzynisch-Böhmischen Masse herleiten. Für die Insekten der fränkischen Fundpunkte ist eine Herkunft aus dem Bereich der Böhmischen Masse mit Vindelizischer Schwelle anzunehmen. Die Lebensräume der Insekten aus den Fundpunkten in Luxemburg und England befanden sich vermutlich im Bereich des London-Brabanter Massivs (ANSORGE 1996).

Dank

Für die Entleihung und die Möglichkeit, das Fossil bearbeiten zu können, danke ich Dr. G. Dietl (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart). Stud. geol. Jens Koppka (Greifswald) und H. Sonntag (Hirschburg) überließen ihre Insektenfunde dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart.

4. Literatur

ANSORGE, J. (1986): Eine fossile Libelle aus dem Oberen Lias von Grimmen. – Fundgrube, **22**: 26–27, 2 Abb.; Berlin.

– (1996): Insekten aus dem oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland). – Paläontologische Abhandlungen, **2**: 1–132, 87 Abb., 17 Taf.; Dresden.

BERGER, G. (1989): Über Insektenfunde beim Kanalbau. – Fossilien, **1989**: 44–47, 4 Abb., 1 Taf.; Korb.

BODE, A. (1905): Orthoptera und Neuroptera aus dem oberen Lias von Braunschweig. – Jahrbuch der Preussischen geologischen Landesanstalt, **25**: 218–245, 2 Taf.; Berlin.

– (1953): Die Insektenfauna des ostniedersächsischen oberen Lias. – Palaeontographica A, **103**: 1–375, 15 Taf.; Stuttgart.

Bracher, Th. (1987): Makrofossilführung der „Siemensi-Geoden" (Mittlerer Lias Epsilon, Unteres Toarcium) von Kerkhofen/Oberpfalz (Bayern): Neue Insekten- und Pflanzenfunde. – Geologische Blätter NO-Bayern, **37**: 217–240, 3 Abb., 4 Taf.; Erlangen.

Brodie, P. B. (1845): A history of the fossil insects in the secondary rocks of England. 130 S., 11 Taf.; London (Van Voorst).

Delsate, D., Henrotay, M. & Godefroit, P. (1992): Presence d'insectes dans le Toarcien inférieur de la Belgique. – Bulletin de la Société belge de Géologie, 100: 147–153; Bruxelles.

Geinitz, F. E. (1880): Der Jura in Mecklenburg und seine Versteinerungen. – Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft, **22**: 510–535, 1 Taf.; Berlin.

– (1884): Über die Fauna des Dobbertiner Lias. – Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft, **36**: 566–583, 1 Taf.; Berlin.

– (1887): Neue Aufschlüsse der Flözformation Mecklenburgs. IX. Beitrag zur Geologie Mecklenburgs. IV. Jura. – Archiv des Vereins der Freunde der Naturgeschichte Mecklenburg, **41**: 194–208, 1 Taf.; Güstrow.

Handlirsch, A. (1906–08): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. 1430 S., 51 Taf.; Leipzig (Engelmann).

– (1920–21): Kapitel 7. Palaeontologie. – *In*: Schröder, C. (Hrsg.): Handbuch der Entomologie, **3**: 117–304; Jena (G. Fischer).

– (1939): Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten. II. Teil. – Annalen des naturhistorischen Museums Wien, **49**: 1–240, 16 Taf.; Wien.

Hauff, B. & Hauff, R. B. (1981): Das Holzmadenbuch. 136 S., 188 Abb.; Holzmaden.

Herrig, E. & Nestler, H. (1989): Katalog der paläozoologischen Typen. – Wissenschaftliche Beiträge der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald: 1–80, 13 Abb.; Greifswald.

Krüger, F. J. (1983): Geologie und Paläontologie: Niedersachsen zwischen Harz und Heide. – Kosmos Wegweiser: 244 S.; Stuttgart (Franckh).

Kuhn, O. (1951): Ein vermutlicher Schmetterling, *Geisfeldiella benkerti* n.g. n.sp. aus dem Lias ε1 Nordfrankens. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Mh., **1951**: 58–61; Stuttgart.

– (1952): Neue Crustacea, Decapoda und Insecta aus dem Lias ε von Nordfranken. – Palaeontographica A, **101**: 153–156; Stuttgart.

Nel, A., Martinez-Delclos, X., Paicheler, J.-C. & Henrotay, M. (1993): Les „Anisozygoptera" fossiles. Phylogénie et classification (Odonata). – Martinia, **3**: 1–311, 81 Taf.; Bois-d'Arcy.

Schmidt-Kaler, H., Tischlinger, H. & Werner, W. (1992): Wanderungen in die Erdgeschichte. Sulzkirchen und Sengental – zwei berühmte Fossilfundstellen am Rande der Frankenalb. – 112 S., 85 Abb., 12 Taf.; München (F. Pfeil).

Seilacher, A. (1990): Die Holzmadener Posidonienschiefer. Entsehung der Fossillagerstätte und eines Erdölmuttergesteins. – *In*: Weidert, W. K. (Hrsg.): Klassische Fundstellen der Paläontologie, Band **2**: 107–131; Korb.

Tillyard, R. J. (1925): The British Liassic dragonflies. – Fossil Insects, **1**: 1–40, 14 Abb., 5 Taf.; London.

– (1933): The Panorpoid complex in the British Rhaetic and Lias. – Fossil Insects, **3**: 1–79, 31 Abb., 1 Taf.; London.

Urlichs, M, Wild, R. & Ziegler, B. (1986): Fossilien aus Holzmaden. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, C, **11**: 34 S., 50 Abb.; Stuttgart.

Westwood, J. O. (1849): [in Brodie, P. B.]: Notes of the discovery of a dragonfly and a new species of *Leptolepis* in the Upper Lias near Cheltenham. – Quarterly Journal of the Geological Society London, **5**: 31–37; London.

Zessin, W. (1982): Durchsicht einiger liassischer Odonatopteroidea unter Berücksichtigung neuer Funde von Dobbertin in Mecklenburg. – Deutsche entomologische Zeitschrift, N. F., **29**: 101–106, 5 Taf.; Berlin.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Jörg Ansorge, Institut für Geologische Wissenschaften der Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Friedrich-Ludwig-Jahn-Straße 17a, D-17489 Greifswald.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

5937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 276	167 S., 15 Taf., 41 Abb., 45 Tab.	Stuttgart, 10. 11. 199

SMITHSONIAN
MAR 3 0 2000
LIBRARIES

Pfarrer Dr. h.c. Joseph Probst (1823–1905) in memoriam

Litho- und biostratigraphische Untersuchungen in der Oberen Süßwassermolasse des Landkreises Biberach a. d. Riß (Oberschwaben)

Litho- and biostratigraphical investigations in the Upper Freshwater Molasse of the district Biberach a.d. Riss (Upper Swabia)

Von Volker Jürgen Sach, Ochsenhausen*)

Mit 15 Tafeln, 41 Abbildungen und 45 Tabellen

Abstract

Several new fossil localities in the Miocene Upper Freshwater Molasse from the district Biberach a. d. Riss (Baden-Württemberg) are presented. Together they have so far supplied over 500 remains of small mammals and 200 of large mammals as well as numerous fossils of lower vertebrata, invertebrata and plants. The large majority of the material derives from the two localities Edelbeuren-Maurerkopf and Wannenwaldtobel 2. The stratigraphy of the outcrops is shown; lists of floras and faunas are given.

An important element of stratigraphy are the so-called „Brockhorizonte", layers with dislocated fragments of Upper Jurassic limestones, which have been found in the region of the Hochgeländ. They proved to be an excellent stratigraphic marker. Known only in Bavaria and Switzerland thus far, they have now been evidenced for the first time in Baden-Württemberg. Their lithology indicates the fragments to be widely ejected from the Nördlinger Ries by the impact event about 15 million years ago. The age of these layers roughly corresponds with that of the Ries impact; so pre-Ries and post-Ries sediments can be distinguished.

The mammal remains of the localities have been determined, described and biostratigraphically evaluated. The ages of the main localities are as follows: The fauna of Edelbeuren-Maurerkopf is from pre-Ries sediments and can be allocated to the upper part of the mammal unit MN 5 (latest Orleanian); Wannenwaldtobel 2, a fauna from the „Brockhorizont", belongs to the transitional period MN 5/6 (latest Orleanian to earliest Astaracian); the age of the faunas of Edelbeuren-Schlachtberg and Tobel Oelhalde-Süd can be narrowed down to a range from the upper part of MN 5 to MN 5/6, that of the fauna of Bonlanden with reservation to MN 6. The composition of the mammal faunas and palecological aspects are discussed.

---

*) Dissertation an der Universität Tübingen 1999.

Résumé

Plusieurs nouvelles localités fossilifères situées dans les sédiments miocènes de la Molasse d'Eau Douce Supérieure du „Landkreis“ Biberach a. d. Riß (Baden-Württemberg) sont présentées. Jusqu'à présent, en total plus de 500 restes fossiles de micromammifères et 200 de macromammifères provenant de 13 localités ont été mis à jour ainsi que de nombreux fossiles de vertébrés inférieurs, d'invertébrés et de plantes. La majorité des fossiles a été découverte sur les sites d'Edelbeuren-Maurerkopf et du Wannenwaldtobel 2. La séquence des couches est démontrée; des listes de flores et de faunes sont données.

Les „Brockhorizonte“ découvertes dans l'Hochgeländ, qui sont des strates composées de débris de roche calcaire disloquées du Jurassique Supérieur, sont bien utilisables à des fins lithostratigraphiques. C'est pour la première fois qu'ils ont pu être démontrés au Baden-Württemberg c'est à dire en dehors des sites déjà connus antérieurement en Bavière et en Suisse. Vu les résultats pétrographiques les composants calcaires du jurassique supérieur sont interprétés comme matière éjecté du Nördlinger Ries. Les „Brockhorizonte“ peuvent être utilisés comme niveaux-repères pour les gisements fossilifères, l'âge de ces strates correspondant à peu près à l'impact du Ries, il y a environ 15 millions d'années. Ainsi il est possible de différencier les sédiments déposés antérieurement et postérieurement à l'impact du Ries.

Les restes de mammifères de ces sites ont été déterminés, décrits et évalués sur le plan biostratigraphique. En tenant compte des résultats lithologiques, il a été possible d'établir les datations suivants pour les sites les plus importants: la faune d'Edelbeuren-Maurerkopf date d'une époque antérieure à l'impact du Ries et permet de la classer dans la partie supérieure de la zone de mammifères MN 5 (Orléanien le plus récent); le site du Wannenwaldtobel 2, une faune du „Brockhorizont“, appartient à la zone transitoire MN 5/6 (Orléanien le plus récent jusqu'à Astaracien le plus ancien); les faunes d'Edelbeuren-Schlachtberg et du Tobel Oelhalde-Süd peuvent être datées en partie supérieure de MN 5 jusqu'à MN 5/6, l'âge supposé de la faune de Bonlanden est MN 6. La composition des faunes de mammifères et les aspects palécologiques sont discutés.

Kurzfassung

Aus dem Landkreis Biberach a. d. Riß (Baden-Württemberg) werden mehrere neue Fossilfundstellen innerhalb der miozänen Oberen Süßwassermolasse vorgestellt. Zusammen lieferten sie bisher über 500 Kleinsäuger- und 200 Großsäugerreste sowie zahlreiche Fossilien von niederen Wirbeltieren, Wirbellosen und Pflanzen. Der weitaus größte Teil des Materials stammt von den beiden Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf und Wannenwaldtobel 2. Die Schichtenabfolge der einzelnen Aufschlüsse wird aufgezeigt; Floren- und Faunenlisten werden gegeben.

Für lithostratigraphische Zwecke sind die im Bereich des Hochgeländs entdeckten Brockhorizonte, Trümmerlagen ortsfremder Malmkalk-Gesteine, gut geeignet. Bisher waren sie nur in Bayern und in der Schweiz bekannt; jetzt wurden sie erstmals in Baden-Württemberg nachgewiesen. Anhand der Lithologie werden die Malmkalk-Komponenten als weit ausgesprengte Riestrümmer gedeutet. Für das Fundgebiet können die Vorkommen als Bezugshorizont verwendet werden. Altersmäßig entsprechen diese Schichten dem Ries-Impakt vor 15 Millionen Jahren, so daß sich prä- und postriesische Sedimente unterscheiden lassen.

Die Säugetierreste der Fundstellen wurden bestimmt, beschrieben und biostratigraphisch ausgewertet. Unter Berücksichtigung der lithostratigraphischen Befunde konnten dadurch folgende Alterseinstufungen für die wichtigsten Fundstellen erarbeitet werden: die Fauna von Edelbeuren-Maurerkopf hat präriesisches Alter und erlaubt eine Zuordnung in den oberen Teil der Säugerzone MN 5 (jüngstes Orleanium); Wannenwaldtobel 2, eine Fauna aus dem Brockhorizont, gehört in den Übergangsbereich MN 5/6 (jüngstes Orleanium bis ältestes Astaracium); das Alter der Faunen Edelbeuren-Schlachtberg und Tobel Oelhalde-Süd kann auf den oberen Teil von MN 5 bis MN 5/6 eingeengt werden, jenes der Fauna Bonlanden vorbehaltlich auf MN 6. Die Zusammensetzung der Säugetierfaunen und palökologische Aspekte werden diskutiert.

Inhalt

1. Einleitung 5
  1.1. Zielsetzung 5
  1.2. Geologischer Rahmen 5
  1.3. Historisches 8
  1.4. Technisches 10
    1.4.1. Gewinnung des Fossilmaterials 10
    1.4.2. Vermessung und Numerierung der Fundstücke 10
    1.4.3. Methodik 11
    1.4.4. Statistik 11
    1.4.5. Zu den Abbildungen 11
    1.4.6. Schreibweise 12
2. Fundstellen 13
  2.1. Hochgeländ 13
    2.1.1. Wannenwaldtobel 13
    2.1.2. Tobel Oelhalde-Nord 16
    2.1.3. Tobel Oelhalde-Süd 18
    2.1.4. Awengen 20
  2.2. Raum Edelbeuren 20
    2.2.1. Edelbeuren-Schlachtberg 20
    2.2.2. Edenbachen 21
    2.2.3. Binnrot 22
    2.2.4. Bonlanden 22
    2.2.5. Edelbeuren-Maurerkopf 23
  2.3. Raum Ochsenhausen 25
    2.3.1. Heselsberg 25
    2.3.2. Liebherr-Aufschlüsse 25
    2.3.3. Oberstetten 26
  2.4. Weihungtal 27
    2.4.1. Auttagershofen 27
3. Lithostratigraphischer Teil 27
  3.1. Sedimente der Oberen Süßwassermolasse 27
  3.2. Malmkalk-Brockhorizonte des Hochgeländs 30
    3.2.1. Allgemeines 30
    3.2.2. Forschungsgeschichte 30
    3.2.3. Brockhorizont-Fundstellen 31
    3.2.4. Beschreibung der Brockhorizonte 32
    3.2.5. Malmkalk-Komponenten 34
    3.2.6. Zur Entstehung der Brockhorizonte 37
  3.3. Regionale Schichtenabfolge und Lithostratigraphie 37
4. Systematischer Teil 41
  4.1. Ordnung Insectivora 41
    Erinaceidae 41
    Soricidae 43
    Dimylidae 44
    Talpidae 44
  4.2. Ordnung Chiroptera 45
    Vespertilionidae 45
  4.3. Ordnung Rodentia 46
    Sciuridae 46
    Castoridae 47
    Eomyidae 48
    Gliridae 49
    Cricetidae 54
  4.4. Ordnung Lagomorpha 66
    Ochotonidae 66
  4.5. Ordnung Carnivora Fissipeda 67
    Mustelidae 67

Viverridae ... 68
Felidae ... 70
4.6. Ordnung Perissodactyla ... 70
Chalicotheriidae ... 70
Rhinocerotidae ... 71
4.7. Ordnung Artiodactyla ... 72
Suidae ... 72
Cainotheriidae ... 73
Moschidae ... 75
Cervidae ... 75
Palaeomericidae ... 79
Tragulidae ... 80
Bovidae ... 85
4.8. Ordnung Proboscidea ... 86
Gomphotheriidae ... 86
5. Biostratigraphischer Teil ... 87
5.1. Allgemeines zur europäischen Säugerzonierung ... 87
5.2. Biostratigraphische Einstufung der wichtigsten Fundstellen ... 89
5.2.1. Edelbeuren-Maurerkopf ... 90
5.2.2. Edelbeuren-Schlachtberg ... 93
5.2.3. Tobel Oelhalde-Süd ... 94
5.2.4. Wannenwaldtobel 2 ... 94
5.2.5. Bonlanden ... 96
6. Stratigraphische Schlußfolgerungen ... 98
7. Palökologischer Teil ... 103
7.1. Sedimentologische Aspekte ... 103
7.2. Zusammensetzung der Säugetierfaunen ... 105
7.3. Versuch einer Rekonstruktion der ehemaligen Biotope ... 109
7.4. Landschaftstyp und klimatische Aussagen ... 111
8. Schriftenverzeichnis ... 112
9. Anhang ... 121
9.1. Systematische Zusammenstellung der nachgewiesenen Säugetiertaxa ... 121
9.2. Statistik zur Kleinsäugerfauna Edelbeuren-Maurerkopf ... 123
9.3. Statistik zur Kleinsäugerfauna Wannenwaldtobel 2 ... 124
9.4. Maßtabellen zu den Bezahnungen von *Megacricetodon minor* ... 125
9.5. Maßtabellen zu den Kieferresten und Einzelzähnen von *Dorcatherium guntianum* ... 128
9.6. Tafeln ... 138

Dank

Die vorliegende Promotionsschrift entstand in den Jahren 1996 bis 1998 unter der Betreuung von Herrn Dr. E. P. J. Heizmann (SMNS). Ihm verdanke ich die Möglichkeit zur Durchführung des Projektes während eines zweijährigen Volontariats am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart. Für sein großes Interesse an dieser Arbeit und die ständige Diskussionsbereitschaft gilt ganz besonders ihm mein aufrichtiger Dank. Herr Prof. Dr. H.P. Luterbacher und Herr Prof. Dr. W.-E. Reif (beide Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Tübingen) haben mir gestattet, als Dissertation ein Thema mit Schwerpunkt Säugetierpaläontologie zu bearbeiten, wofür ich ihnen – neben zahlreichen fachlichen Anregungen und Ratschlägen – sehr dankbar bin. Dem Direktor des SMNS, Herrn Prof. Dr. C. König, gilt mein herzlicher Dank für die uneingeschränkte Bereitstellung der räumlichen und technischen Möglichkeiten des Museums, wodurch ich unter optimalen Bedingungen arbeiten konnte.

Meinen Dank für zahlreiche wertvolle Diskussionen, Hinweise und andere Unterstützungen möchte ich auch folgenden Personen aussprechen: Herrn Dr. R. Ziegler, Herrn Dr. H. Janz, Herrn Dipl.-Biol. B. Kreusel, Frau Dr. D. Mörike, Herrn Dr. R. R. Schoch, Frau Dr. C. Stefen, Herrn Dr. M. Urlichs, Herrn Dr. M. Warth und Herrn Dr. J. Weinstock (alle SMNS); Frau Dipl.-Geol. P. Mourad und Frau Dipl.-Geol. G. Haidar-Adis (beide Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Tübingen); Herrn Prof. Dr. W. Reiff (Leinfelden-Echterdingen); Herrn Prof. Dr. K. Heissig und Frau Dr. G. E. Rossner (beide Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München) sowie Herrn Dr. H.-J. Gregor (Olching).

Für Bestimmungshilfen bei den Fossilresten von niederen Wirbeltieren danke ich Herrn Dr. R. Bottcher (SMNS) und Frau Dr. B. Reichenbacher (Geologisches Institut der Universität Karlsruhe). Die Bestimmung fossiler Blattabdrücke verdanke ich Herrn Dr. G. Schweigert (SMNS).

Die sorgfältige Präparation einzelner Fundstücke besorgte Herr P. Riederle (SMNS). Frau S. Leidenroth (SMNS) fertigte die REM-Aufnahmen für mich an; die fotographischen Aufnahmen der Fossiltafeln sowie der Abbildungen 15–18 wurden von Frau R. Harling (SMNS) übernommen. Auch ihnen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Herrn Dr. G. Bloos, Herrn Dr. E. P. J. Heizmann, Herrn Dr. R. Ziegler (alle SMNS), Herrn Prof. Dr. H. P. Luterbacher, Herrn Prof. Dr. W.-E. Reif, Herrn Prof. Dr. F. Westphal (alle Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Tübingen) und Herrn A. Ilg (Düsseldorf) danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts, dem erstgenannten zusätzlich für die redaktionelle Betreuung der Arbeit. Für die Überprüfung des englischen Abstracts bzw. des französischen Résumés bin ich Frau S. Kustermann (Memmingen) zu Dank verpflichtet.

Wichtige Hilfestellungen und Informationen verdanke ich ferner Frau Dipl.-Ing. H. Altenschmidt (Biberach/Riß), Herrn A. Buschle (Ummendorf), Herrn Vermessungsdirektor W. Decker (Landesvermessungsamt Stuttgart), Herrn Dr. E. Dürr (Bad Waldsee), Frau Dipl.-Geol. H. Hellrung (Winterbach), Herrn Gaunaturschutzwart E. Lamers (Erolzheim), Herrn G. Lichter (Biberach/Riß), Herrn Oberforstrat A. Moser (Staatliches Forstamt Biberach/Riß), Herrn Forstdirektor i. R. K. H. Pfeilsticker und Herrn W. F. v. Schenck (beide Ochsenhausen). Ihnen sage ich dafür Dank, ebenso meinen Eltern B. & H.-J. Sach (Ochsenhausen) für die stetige und vielfältige Hilfe, die mit zu den Ergebnissen dieser Arbeit beigetragen hat.

1. Einleitung

1.1. Zielsetzung

Geologisch wird die Landschaft Oberschwabens von Ablagerungen aus der Tertiär- und Quartärzeit aufgebaut, wobei an der heutigen Oberfläche zumeist die jüngeren Schichten des Pleistozäns anstehen, während die von ihnen überdeckten Tertiärschichten nur gebietsweise zutage treten. In der Biberacher Region ist dies in erster Linie die Obere Süßwassermolasse. Seit der Zeit des Pfarrers J. Probst, im letzten Jahrhundert, wurde die Obere Süßwassermolasse im Landkreis Biberach a. d. Riß nur noch sporadisch erforscht. Deswegen war es das Ziel der vorliegenden Dissertation, durch litho- und biostratigraphische sowie paläontologische Detailuntersuchungen ein Gesamtbild zu gewinnen. Hierfür waren neu entdeckte Aufschlüsse und Fossilfundstellen von großem Wert.

1.2. Geologischer Rahmen

Unter den Gebieten Europas, in denen aus der jüngeren Erdgeschichte festländische Ablagerungen mit pflanzlichen und tierischen Fossilresten überliefert sind, spielt das Alpenvorland Süddeutschlands eine wichtige Rolle. Einer flachen, unsymmetrischen Wanne vergleichbar, hat das Gebiet zwischen Alpen und Donau, das sogenannte Molassebecken, während dem Oligozän und Miozän infolge starker Absenkung gewaltige Mengen an Abtragungsschutt des sich – durch die Kollision der afrikanisch-adriatischen mit der europäischen Kontinentalplatte – langsam emporhebenden Alpen-Orogens aufgenommen. Während die Molassesedimente an der Donau, den Oberjurakalken der Schwäbischen Alb auflagernd, noch geringmächtig sind, nimmt ihre Mächtigkeit nach Süden hin immer mehr zu. Die Basis der tertiären Schichten liegt bei Bad Waldsee bereits in einer Teufe von etwa 1500 m. Noch weiter im Süden, am Alpenrand, erreichen die Molassesedimente nahezu 5000 m Mächtigkeit. Tiefbohrungen bei Laupertshausen, Biberach (Jordanbad) und Bad Waldsee (Hopfenweiler) haben gezeigt, daß die Schichtenfolge der Molasse auch in der Biberacher Gegend unmittelbar auf Oberem Jura ruht.

Entsprechend dem zweimaligen Wechsel von marinen und terrestrischen Ablagerungsbedingungen wird die lithostratigraphische Abfolge der Molasse in Oberschwaben, wie auch im westlichen Oberbayern, vom Liegenden zum Hangenden in folgende Einheiten gegliedert (vgl. GEYER & GWINNER 1986): Untere Meeresmolasse (UMM), Untere Süßwassermolasse (USM), Obere Meeresmolasse (OMM), Süßbrackwassermolasse (SBM) und Obere Süßwassermolasse (OSM). Aufgrund tektonischer Gesichtspunkte wird eine unmittelbar nördlich an die Alpen anschließende „gefaltete“ oder „subalpine“ Molasse von einer „ungefalteten“ Vorlandmolasse abgegrenzt. Letztere nimmt den weitaus größten Anteil am gesamten Molassebecken ein. Am Nordrand des Molassebeckens zeigt die Molasse zum Teil eine Sonderausbildung (u.a. Süßwasserkalke) mit sedimentären Einflüssen aus dem Bereich der Schwäbischen Alb, sie wird als „subjurassisch“ bezeichnet. Geographisch schließt sich an die Süddeutsche Molasse (Baden-Württemberg, Bayern) im Westen der schweizerische Teil des Molassebeckens an, im Osten das Gebiet der Österreichischen Molasse und des außeralpinen Wiener Beckens. Die Molassesedimente sind in Oberschwaben weithin unter quartären Ablagerungen (vor allem Grundmoränen und Terrassenschottern) verborgen und deswegen meist nur an Talhängen von Flüssen sowie in tief eingeschnittenen Bachtobeln aufgeschlossen.

Zeitweilig war das Molassebecken ganz oder auch nur teilweise von flachen Ausläufern eines Meeres – der Paratethys – bedeckt, eines Seitenarmes des Mittelmeeres (Tethys). Die dabei entstandenen marinen Ablagerungen bilden die Untere- und Obere Meeresmolasse. Das seit dem Unteroligozän vorhandene Meer der UMM wurde im Mitteloligozän immer stärker aus dem mittleren, oberschwäbischen Bereich des Molassebeckens nach Osten zurückgedrängt, da zu dieser Zeit ein von West nach Ost gerichtetes Beckengefälle bestand. See- und Flußsedimente der anschließenden USM (Oberoligozän bis Untermiozän) stellen einen Hauptanteil an der Füllung des Molassebeckens dar. Die Entwässerung der Flußsysteme war hauptsächlich von Westen nach Osten gerichtet, ähnlich wie die Fließrichtung der heutigen Donau.

Nach der Ablagerung der USM kehrten im Untermiozän, zur Zeit der OMM, noch einmal marine Verhältnisse zurück. Ablagerungen dieses Meeres sind in Oberschwaben nur innerhalb eines kleinen Gebietes südlich der Donau aufgeschlossen. Der Rückzug des Meeres erfolgte etappenweise in südwestlicher und östlicher Richtung. Im Übergangsbereich von der OMM zur OSM wurden die Schichten der SBM abgesetzt. Fluviatile und brackische Sedimente der SBM (Grimmelfinger und Kirchberger Schichten) sind am Nordrand des Beckens im Bereich der Graupensandrinne aufgeschlossen. Im Süden wird diese Rinne von einem Schwellengebiet begrenzt, auf dem sich ein geringmächtiger, knolliger Krustenkalk – der Albstein – bildete und dort die Schichtenfolge der OMM nach oben ab-schließt. Nördlich der Graupensandrinne entstanden dem Albstein vergleichbare Knollenkalke sowie rötliche Tone und Mergel, die als Helicidenschichten zusammengefaßt werden.

Der jüngste Teil der Beckenfüllung wurde unter rein terrestrischen Bedingungen abgelagert. Zur Zeit der OSM (höheres Untermiozän bis Obermiozän) wurde die Landschaft des Alpenvorlands von großen, komplex aufgebauten Flußsystemen durchzogen. Diese bildeten eine schwach geneigte fluviatile Aufschüttungsebene mit recht unterschiedlichen Ablagerungsbereichen wie Hauptabflußrinnen, Altwasserarme, Überflutungsebenen und Stillgewässer (Seen, Tümpel). Limnisch-fluviatile Sedimente wurden, von alpinen Schwemmfächern (z.B. Adelegg-Fächer der „Ur-Iller", SCHOLZ 1986) ausgehend, in den Bereich der Vorlandmolasse geschüttet, wo der zunächst von Süden nach Norden gerichtete Sedimenttransport („Radialschüttung") in einen generell beckenachsial, südwestlich gerichteten Transport (Ur-Enns- und Glimmersandschüttung) überging (siehe Abb. 1). Die unterschiedlichen Schüttungsrichtungen können anhand von Schwermineral-Analysen recht gut identifiziert werden: Radiale Granat-Staurolith-Apatit-Schüttung und achsiale Glimmersandschüttung mit Granat und Epidot. Innerhalb der OSM wird die Grenzlinie der beiden Komplexe als sedimentpetrographische „A-Grenze" bezeichnet (vgl. LEMCKE et al. 1953). Zur biostratigraphischen Gliederung der OSM werden in erster Linie Säugetierzähne herangezogen (siehe Kapitel 5.1.), daneben aber auch Fischotolithen, Pflanzenreste und Wirbellose.

Bereits während dem höheren Untermiozän (Ottnangium) bestimmten die Ur-Salzach, die wahrscheinlich auch den Ur-Inn aufnahm, und die Ur-Enns als Schüttungszentren die Sedimentation im östlichen Teil des Molassebeckens. Im jüngsten Untermiozän (Karpatium) setzten sie sich endgültig über das gesamte Alpenvorland als westgerichtetes Entwässerungssystem durch (LEMCKE 1988, DOPPLER & SCHWERD 1996). Daß die Glimmersandschüttung nach Südwesten zum Rhônebecken entwässerte, ergibt sich aus der abnehmenden Korngröße der Sedimente in dieser Richtung, aber auch aus den Untersuchungen an Schrägschichtungskörpern. Spätestens im jüngsten Obermiozän kehrte sich die Entwässerungsrichtung jedoch erneut um; das nach Osten gerichtete, vorwiegend erosive Donausystem entwickelte sich (SCHWERD, DOPPLER & UNGER 1996).

Die heute noch erhaltene Mächtigkeit der OSM-Sedimente beträgt in der Biberacher Gegend bis etwa 260 m (Bohrung Ochsenhausen – hier konnte auch der Albstein nachgewiesen werden, vgl. WEIDENBACH 1940: 20). Fast ausschließlich kommen dort feinkörnige Quarzsande und Mergel vor. Die einzigen gröberen Ablagerungen sind fluviatile Aufarbeitungshorizonte sowie Erolzheimer Sande, geringmächtige, linsenförmige Lagen, die überwiegend Mergel- und Quarzgeröllchen enthalten. Grobe Gesteinskomponenten führen außerdem die erst in jüngster Zeit entdeckten Brockhorizonte des Hochgelände (SACH 1997). Für sie kann ein direkter Bezug zur Rieskatastrophe (Meteoriteneinschlag) im Mittelmiozän angenommen werden. Neben dem Nördlinger Ries wurde auch das Steinheimer Becken meteoritisch ausgesprengt. Für den südwestdeutschen Raum war außerdem der miozäne Vulkanismus des Kaiserstuhls, des Urach-Kirchheimer Gebietes und des Hegaus von Bedeutung. Innerhalb der OSM Oberschwabens – in der Bohrung „Biberach CF 1004" – angetroffene vulkanische Ablagerungen (vermutlich eine Bentonitlage) erwähnt STEPHAN (1955: 57).

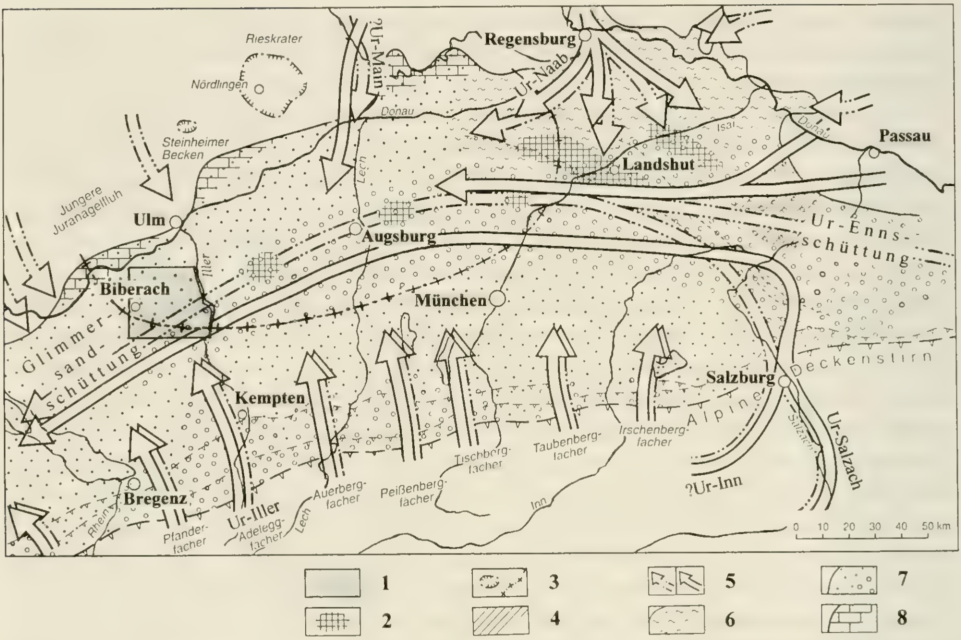

Rieskrater
Nördlingen
Steinheimer Becken
Jungere Juranagelfluh
?Ur-Main
Regensburg
Ur-Naab
Donau
Isar
Passau
Landshut
Ulm
Lech
Augsburg
Ur-Enns-Schüttung
Biberach
Iller
München
Glimmersand-Schüttung
Kempten
Salzburg
Deckenstirn
Alpine
Salzach
Ur-Salzach
Irschenberg-facher
Taubenberg-facher
Tischberg-facher
Peißenberg-facher
Auerberg-facher
?Ur-Inn
Inn
Bregenz
Rhein
Pfander-facher
Ur-Iller
Adelegg-facher
0 10 20 30 40 50 km
1
2
3
4
5
6
7
8

Abb. 1. Paläogeographie der mittelmiozänen Oberen Süßwassermolasse in Süddeutschland (verändert nach Doppler & Schwerd 1996).
Legende: 1 = Untersuchungsgebiet im Landkreis Biberach a. d. Riß; 2 = Gebiete mit Bentonit-Vorkommen; 3 = Meteoritenkrater und Außengrenze der bekannten Brockhorizont-Vorkommen in Baden-Württemberg und Bayern; 4 = Gebiet der Quarzkonglomerat- bzw. Quarzrestschotterbildung; 5 = Transportrichtungen: präriesisch (links), postriesisch (rechts); 6 = Braunkohlentertiär; 7 = Ablagerungen Oberer Süßwassermolasse (größte Ausdehnung) mit Kiesführung bzw. alpinen Schuttfächern; 8 = Kalksteinführende Fazies der Oberen Süßwassermolasse („ältere Serie“) am Albrand.

1.3. Historisches

Durch den Ehinger Professor J. Rogg wurde der in Ehingen geborene Pfarrer J. Probst (1823–1905) zu geologischen Studien angeregt (vgl. Kick 1970: 9). In der Umgebung von Biberach a. d. Riß untersuchte er über viele Jahre hinweg Aufschlüsse des Tertiärs (vgl. Hellrung 1994). In einer ehemaligen Sand- und Mergelgrube nahe der Ortschaft Heggbach (östlich der Heggbacher Mühle) entdeckte J. Probst fossilreiche Schichten in der Oberen Süßwassermolasse. Aus einer linsenförmigen Aufarbeitungslage („Knauerschicht“) konnte er im Sommer 1857 zunächst Wirbeltierreste bergen, darunter Zähne und Knochen von Säugetieren wie Mastodonten, Nashörner, Urpferde und Hirschartige. Die im Jahre 1865 entdeckte Pflanzenfundschicht befand sich im gleichen Aufschluß etwa 2 m bis 3 m unterhalb der Wirbeltierlage. Aus den tonig-mergeligen Ablagerungen dieser Fundschicht konnte Probst mehrere tausend Pflanzenreste – vor allem Blattabdrücke, aber auch Samen- und Fruchtreste – gewinnen. In geringer Anzahl fanden sich sogar Abdrücke von Insekten. In den Jahren nach der Entdeckung der Fundschichten wurden Wirbeltierreste von H. von Meyer (Frankfurt), Pflanzenreste von O. Heer (Zürich) bestimmt.

Das geologische Profil des Heggbacher Aufschlusses (nach PROBST 1883: 168–171) ist in Abb. 19 (Kapitel 3.3.) dargestellt. Ausführliche Beschreibungen und Fossillisten der Fundstelle finden sich in den Veröffentlichungen von PROBST (1868, 1879, 1883, 1884 und 1888). Heute sind die Fundschichten verschüttet und überwachsen. In jüngerer Zeit wurden sie beim Neubau der Landstraße von Heggbach nach Maselheim jedoch erneut angeschnitten, wodurch weitere Fossilfunde geborgen werden konnten (siehe LICHTER & LISKE 1974 und GREGOR 1982).

Neben Heggbach konnte J. PROBST weitere Fossilfundstellen in der Oberen Süßwassermolasse bei Laupertshausen („Oelberg"), Biberach („Mohrenkeller", „Holzplatz"), Schweinhausen und Ingoldingen sowie in tief eingeschnittenen Bachtobeln des Hochgeländs (Josefstobel, Wannenwaldtobel, Tobel der Oelhalde, Winkeltobel, Scharbentobel) entdecken. Listen der aufgefundenen Fossilien finden sich in den Heften des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg (PROBST 1873 und 1879). Pflanzenreste (Blattabdrücke) einer Fundstelle bei Eberhardzell (Heinrichsburg) erwähnt F. WEIDENBACH (1937: 40). Im Bereich des Hochgeländs befindet sich auch die 1973 von A. BUSCHLE (Ummendorf) entdeckte Pflanzenfundstelle Schweinhausen-Stockäckerstraße. Aus der OSM stammende Sandsteinkonkretionen, die zahlreiche Blattabdrücke (*Daphnogene polymorpha*, *Berchemia multinervis*, *Parrotia pistina*, *Salix* cf. *varians*, *Ulmus* sp., cf. *Populus* sp., cf. *Zelkova* sp.) enthalten, fand A. BUSCHLE als Lesesteine auf einem Acker bei Ummendorf. Neuere Aufsammlungen von Pflanzenresten (u. a. *Daphnogene polymorpha*, *Berchemia* sp., Cyperaceae indet.) aus dem Josefstobel – etwa 1,5 km nördlich von Eberhardzell – wurden von A. BUSCHLE und G. LICHTER in den 1970er Jahren gemacht. Die Zugehörigkeit der Fossilien zur Mittleren Serie DEHM's wird angenommen (vgl. GREGOR 1982 und 1984).

Ein von H. KLÄHN (1922: 16) beschriebener Mastodonten-Zahn, der sich bereits seit Ende des vorigen Jahrhunderts in der Sammlung des Stuttgarter Naturkundemuseums befindet, stellt den ältesten bekannten Fossilbeleg aus der Oberen Süßwassermolasse der Edelbeurener Gegend dar. Der genaue Fundort und das Funddatum lassen sich jedoch nicht mehr ermitteln. Dies gilt auch für den Knochenrest eines größeren Säugetieres, der bei Wain (Weihungtal) gefunden wurde und nun in der Stuttgarter Sammlung liegt. Der zugehörige Fundzettel stammt aus dem Jahr 1877. Eine erste Übersicht zur Faunenzusammensetzung der seit 1987 untersuchten Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf gaben HEIZMANN & SACH (1994).

Am Ziegelweiher bei Ochsenhausen wurde bereits im letzten Jahrhundert eine Tiefbohrung in der Hoffnung abgeteuft, im Untergrund ergiebige Braunkohlen-Vorkommen zu finden. Die niedergebrachte Meißelbohrung dauerte achteinhalb Jahre, von 1876 bis 1884, und erreichte eine Endteufe von 736 m (OSM bis 259 m, OMM bis 465 m, UMM bei 736 m noch nicht durchteuft; vgl. WEIDENBACH 1940: 18–20). Zur damaligen Zeit war diese Explorationsbohrung ein technisch extrem aufwendiges Vorhaben (siehe KÖHLER 1994). Die wirtschaftlichen Erwartungen, Bodenschätze zu finden, hatten sich am Ende der Bohrarbeiten zwar nicht erfüllt, anhand der Bohrergebnisse konnte J. PROBST aber den Aufbau des geologischen Untergrundes recht intensiv studieren. So erkannte er als erster die noch heute gültige grobstratigraphische Abfolge der tertiären Schichten (OSM-OMM-USM) Oberschwabens. Durch Erdölbohrungen konnten unterhalb der Unteren Süßwassermolasse später noch Schichten der Unteren Meeresmolasse (UMM) nachgewiesen werden, die nur am Alpenrand im Bereich der subalpinen Molasse zutage treten.

1.4. Technisches

1.4.1. Gewinnung des Fossilmaterials

Die makroskopischen Fossilreste konnten vom Verfasser im Zeitraum von 1983 bis 1997 durch regelmäßige Oberflächenabsuchungen und kleinere Grabungen zusammengetragen werden. Größtenteils mußten die zerbrechlichen Funde im Gelände mit Zemiform bzw. Gips (wenige größere Knochenreste) gefestigt werden. Nach der Bergung konnten die Stücke dann im Labor mechanisch präpariert werden.

Zur Gewinnung von Mikrofossilien wurden im Sommer 1996 Schlämmproben aus den Fundschichten Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Maurerkopf (an beiden Fundstellen je etwa 150 kg Rohmaterial) und Bonlanden (etwa 20 kg Rohmaterial) genommen. Die Proben wurden bei maximal 60°C getrocknet und anschließend mit warmem Wasser unter Zugabe von Wasserstoffperoxid (H_2O_2) versetzt. Danach wurde das Material durch Siebe mit 2,0 mm, 1,0 mm und 0,5 mm Maschenweite gespült. Die gut gewässerten und getrockneten Partikel konnten dann unter einem Binokular ausgelesen werden. Mit Hilfe einer Präparationsnadel wurden die ausgelesenen Kleinsäugerzähnchen vom anhaftenden Sediment gesäubert.

Die Schlämm-, Auslese- und Präparationsarbeiten wurden vom Verfasser selbst durchgeführt. Das Fundmaterial der bearbeiteten Fundstellen beläuft sich bis heute auf etwa 500 Kleinsäuger- und etwa 200 Großsäugerreste; im Vergleich zur Zahl der bestimmbaren Knochenreste überwiegen Einzelzähne und Gebißreste weitaus. Die übrigen Fossilien von niederen Wirbeltieren, Wirbellosen und Pflanzen wurden zwar nicht näher untersucht, sie sind aber dennoch in den Fossillisten der einzelnen Fundstellen sowie im palökologischen Teil (Kap. 7.3.) aufgeführt. Der weitaus größte Teil des Fossilmaterials stammt von den beiden Fundstellen Wannenwaldtobel 2 und Edelbeuren-Maurerkopf. Das gesamte Fundgut ist dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart übergeben worden.

1.4.2. Vermessung und Numerierung der Fundstücke

Die Kleinsäugerzähne wurden unter dem Stereo-Mikroskop mit einer digitalen Längenmeßeinrichtung bei 25-facher bzw. 12-facher Vergrößerung vermessen. Die Meßgenauigkeit liegt bei ± 0,02 mm. Jede Zahngröße wurde zweimal – bei um 180° gedrehtem Objekt – gemessen, womit die durch das stereoskopische Sehen bedingten Differenzen ausgeglichen werden. Zähne und Knochenreste von größeren Säugetieren wurden mit Hilfe eines Meßschiebers vermessen. Der Meßfehler des Gerätes liegt bei etwa 0,05 mm, er kann in anbetracht der Meßwertangaben vernachläßigt werden. Bei den Zähnen wurden, wenn nicht anders angegeben, immer die größte Länge und Breite der Krone gemessen, wobei darauf geachtet wurde, daß Längen- und Breitenmaße senkrecht zueinander genommen wurden. An wenigen Fundstücken konnten außerdem die Länge von Zahnreihen sowie Höhe (lingual) und Breite von Unterkieferästen gemessen werden. Sämtliche Größenangaben sind – falls nicht anders angegeben – in Millimetern gemacht. Bei kombinierten Maßen gibt das erste die Länge, das zweite die Breite und – in wenigen Fällen – das dritte die maximale Kronenhöhe an. Im Zusammenhang mit statistischen Angaben ist die Anzahl der vermessenen Zähne manchmal kleiner als die angegebene Anzahl der vorliegenden Zähne. Die Differenz beruht in diesen Fällen auf Zahnfragmenten, deren maximale Längen- und Breitenmaße nicht ermittelt werden konnten.

Sofern nicht anders angegeben, beziehen sich die Nummern aller erwähnten und abgebildeten Stücke auf Originale in der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart (SMNS).

1.4.3. Methodik

Die Grundlage für den lithostratigraphischen Teil dieser Arbeit bilden vor allem die in den Jahren 1996 und 1997 erfolgten Geländearbeiten, in deren Verlauf die meisten Profile und Daten aufgenommen sowie Aufschlußskizzen angefertigt wurden. Die Höhenlagen der Fundschichten wurden über Fixpunkte (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg, Stuttgart) mit einem Nivelliergerät ermittelt. Für die topographische Lage der Fundstellen werden Gauss-Krüger-Koordinaten angegeben, welche den Blättern der Topographischen Karte 1:25.000 (TK 25) entnommen wurden.

Zur biostratigraphischen Einordnung der OSM-Fundstellen wurden die Überreste von Klein- und Großsäugern untersucht. Hierzu konnten nur die durch charakteristische Schmelzmuster gekennzeichneten Zähne eine zuverlässige Datenbasis liefern. Die Bestimmung des Materials erfolgte anhand vergleichend-anatomischer Gesichtspunkte (morphologische Analyse) sowie über die Größenverhältnisse der Zähne (metrische Analyse). Zur Identifizierung der Zähne wurden Gattungs- und Artdiagnosen herangezogen. Die Reste von Großsäugern konnten teilweise direkt mit dem Originalmaterial von anderen Fundstellen (z.B. Sansan, Steinheim a. A.) verglichen werden. Die Thematik der vorliegenden Arbeit und die Fülle des Materials ließen es nicht zu, auf sämtliche Säugergruppen mit gleicher Intensität einzugehen. Insbesondere auf Gruppen, die biostratigraphisch aussagekräftige Ergebnisse versprachen, wurde bei der Untersuchung mehr Gewicht gelegt als auf bereits ausreichend bekannte oder nur sehr spärlich belegte Formen.

Die Fundstellen wurden, soweit nicht anders angegeben, vom Autor entdeckt und besammelt.

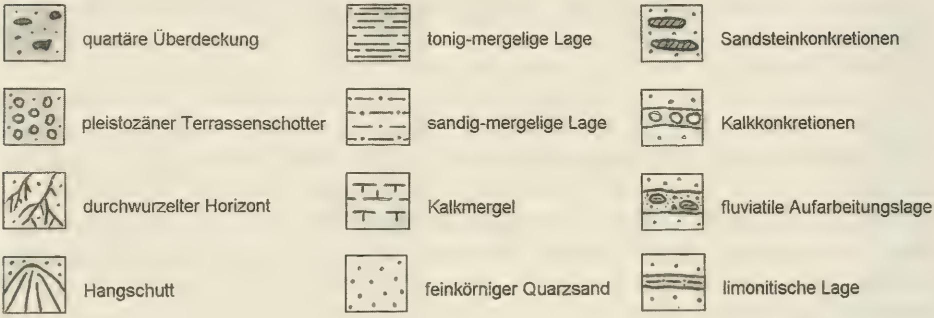
1.4.4. Statistik

Nur für wenige der untersuchten Tiergruppen liegt aus dem Arbeitsgebiet genügend Zahnmaterial als Grundlage für sinnvolle statistische Daten vor (siehe Tab. 1–14, Systematischer Teil). Folgende statistische Daten wurden angegeben: Stichprobenumfang (n), kleinster Meßwert in der Stichprobe (min.), größter Meßwert in der Stichprobe (max.) und arithmetischer Mittelwert der Stichprobe (Durchschnitt).

1.4.5. Zu den Abbildungen

Die Aufnahmen der – zuvor mit Kontrastmittel (Golddampf) behandelten – Kleinsäugerzähne (Tafel 1–9) wurden am Raster-Elektronenmikroskop angefertigt. Größere Fossilreste (Tafel 10–15) werden fotographisch wiedergegeben; zu diesem Zweck wurden sie z.T. mit NH_4Cl bedampft. Zähne sind meist in Kauflächenansicht abgebildet. Die unterschiedliche Bildqualität ist durch die verschiedene Erhaltungsweise der Fossilien bedingt. Die Vergrößerungen (z.B. x20) der einzelnen Abbildungen können den Erläuterungen zu den Fossiltafeln entnommen werden; exakte Objektmaße finden sich in Kapitel 4. (Systematischer Teil) sowie in den Kapiteln 9.4. und 9.5. (Maßtabellen).

Legende zu den geologischen Aufschlußskizzen (Kapitel 2.):


quartäre Überdeckung
pleistozäner Terrassenschotter
durchwurzelter Horizont
Hangschutt
tonig-mergelige Lage
sandig-mergelige Lage
Kalkmergel
feinkörniger Quarzsand
Sandsteinkonkretionen
Kalkkonkretionen
fluviatile Aufarbeitungslage
limonitische Lage

1.4.6. Schreibweise

Folgende Abkürzungen wurden verwendet:

A) Stratigraphie:
UMM – Untere Meeresmolasse
USM – Untere Süßwassermolasse
OMM – Obere Meeresmolasse
SBM – Süßbrackwassermolasse
OSM – Obere Süßwassermolasse

B) Nomenklatur:
aff. – affinis („aus der Verwandtschaft von")
cf. – confer („vergleiche mit")
sp. – species („Art", nur die Gattung wurde bestimmt)
indet. – indeterminatus („keine nähere Bestimmung")
div. – diversi, diversae („verschiedene")

C) Material:
Mand. – Mandibel (Unterkiefer)
Max. – Maxillare (Oberkiefer)
sin. – sinister (links)
dext. – dexter (rechts)
sup. – superior (Zähne des Oberkiefers)
inf. – inferior (Zähne des Unterkiefers)
I – Inzisiv (Schneidezahn)
C – Canin (Eckzahn)
P – Prämolar (Vorbackenzahn)
M – Molar (Backenzahn)
D – Deciduus (Milchzahn)
Fragm. – Fragment
fragm. – fragmentär
L – Länge
B – Breite
(A) – Anteriore Breite
(P) – Posteriore Breite
H – Höhe
Ø – Durchmesser
LG – Länge der Gelenkfläche
BG – Breite der Gelenkfläche
Vr. – Vorderrand
Hr. – Hinterrand

D) Statistik:
n – Anzahl der Objekte
min. – Tiefstwert
Mw – Mittelwert
max. – Höchstwert

E) Aufbewahrung:
SMNS – Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

2. Fundstellen

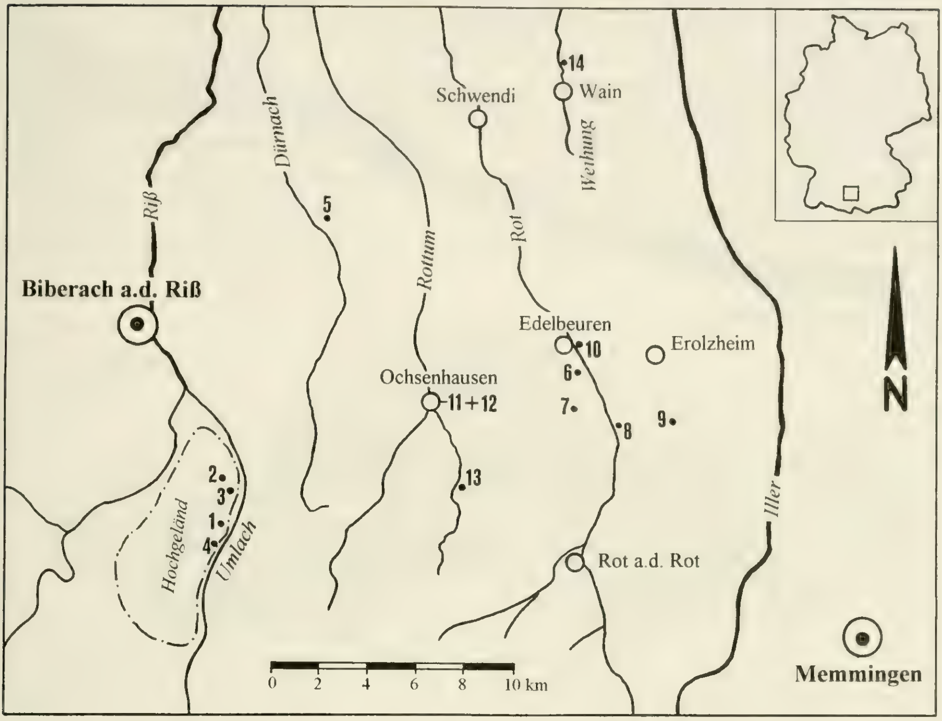

14
Wain
Schwendi
Dürnach
Weihung
5
Riß
Rot
Rottum
Biberach a.d. Riß
Edelbeuren
10
Erolzheim
6
Ochsenhausen
11+12
7
8
9
N
2
3
1
4
13
Hochgeländ
Umlach
Iller
Rot a.d. Rot
0
2
4
6
8
10 km
Memmingen

Abb. 2. Übersichtskarte zur Lage der beschriebenen OSM-Fundstellen im Landkreis Biberach a. d. Riß:
1 = Wannenwaldtobel, 2 = Tobel Oelhalde-Nord, 3 = Tobel Oelhalde-Süd, 4 = Awengen, 5 = Heggbach (Probst), 6 = Edelbeuren-Schlachtberg, 7 = Edenbachen, 8 = Binnrot, 9 = Bonlanden, 10 = Edelbeuren-Maurerkopf, 11 = Heselsberg, 12 = Liebherr-Aufschlüsse, 13 = Oberstetten, 14 = Auttagershofen.

2.1. Hochgeländ

2.1.1. Wannenwaldtobel

Aufschluß im Bachtobel am westlichen Talhang der Umlach etwa 2 km SW' der Ortschaft Fischbach, E' des Wasenmooses. Aufgeschlossener Bereich zwischen etwa 602 m und 612 m ü.NN. TK 25 Blatt 7925 Ochsenhausen. – Gauss-Krüger-Koordinaten: R = ^{35}62250, H = ^{53}21750.

Geologische Situation (siehe auch Abb. 3–4)

Aus Mergelbrocken, die an der Basis des Wannenwaldtobels lagen, konnte der Verfasser 1993 erste Knochen- und Schalenreste bergen. Eine Überprüfung der Herkunft dieser Brocken erbrachte die genaue Lage der fossilführenden Schicht. Sie befindet sich an der nördlichen Tobelwand etwa 12 m oberhalb der Tobelbasis. Im Zeitraum von 1993 bis 1996 konnten dort durch mehrere Nachgrabungen zahlreiche Fossilreste, vor allem von Groß- und Kleinsäugern, gefunden werden. Während der Grabungsarbeiten wurden Areale mit starker Fossilanreicherung angetroffen (siehe Abb. 3).

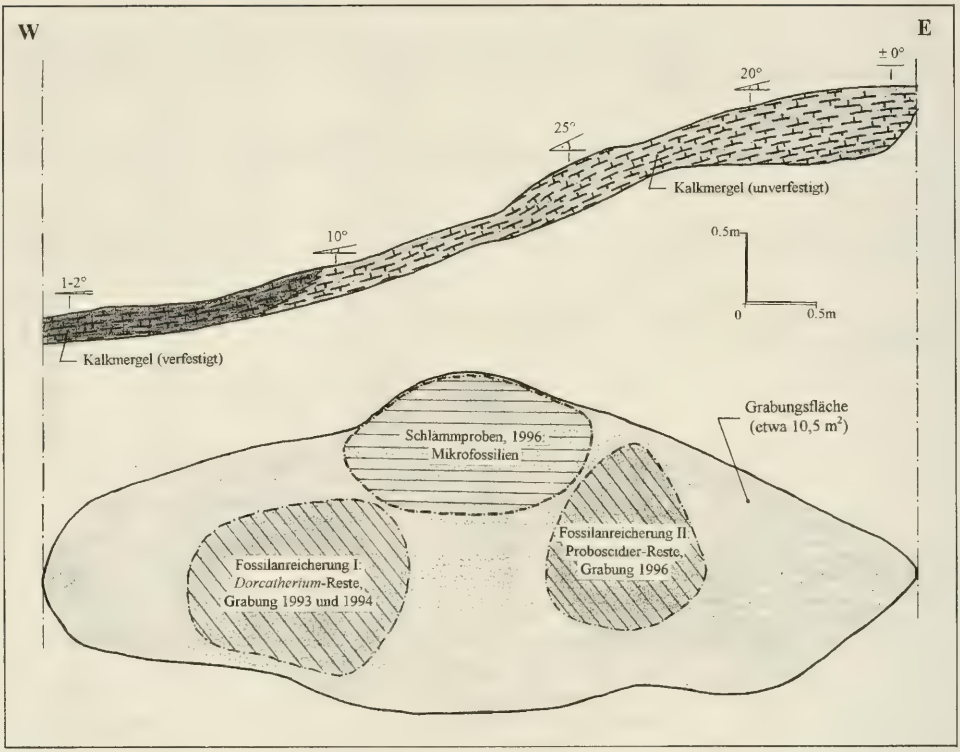

W
E
± 0°
20°
25°
10°
1-2°
Kalkmergel (unverfestigt)
Kalkmergel (verfestigt)
0.5m
0
0.5m
Grabungsfläche
(etwa 10,5 m²)
Schlämmproben, 1996:
Mikrofossilien
Fossilanreicherung I:
Dorcatherium-Reste,
Grabung 1993 und 1994
Fossilanreicherung II:
Proboscidier-Reste,
Grabung 1996

Abb. 3. Skizze zur Fundschicht und Grabungsfläche der Fundstelle Wannenwaldtobel 2.

Die Fundschicht ist bis zu 0,3 m mächtig und fällt schwach nach Westen ein. Sie besteht aus hell- bis mittelgrauem Kalkmergel, der nur im westlichen Teil des Aufschlusses bankartig verfestigt ist und dort zahlreiche Gehäuse kleiner Gastropoden enthält. Schlämmproben dieses Mergels (etwa 150 kg Rohmaterial) lieferten neben miozänen Mikrofossilien allochthone Komponenten wie Bohnerze und kleine Malmkalk-Fragmente. Im Feinrückstand fanden sich außerdem mikroskopische Malmfossilien, die vermutlich aus Residualtonen (die größeren Malmkalkbrocken anhafteten) ausgespült wurden. Nach unten geht der Kalkmergel in eine kalkige Sandmergellage über, die im oberen Bereich noch wenige Schneckenreste bzw. Knochensplitter enthält. Unmittelbar über dem Kalkmergel folgt ein dunkel verfärbtes Tonmergelband, das geringmächtig ist und lokal einzelne Kalkknöllchen aufweist. Der insgesamt etwa 1,0 m mächtige Horizont mit den Mergellagen ist feinkörnigen Quarzsanden mit Sandsteinkonkretionen zwischengeschaltet. Etwa 0,5 m unter der Mergelbasis konnten in den Quarzsanden Süßwassermuscheln nachgewiesen werden.

Erst in jüngster Zeit (Juli 1996) wurden tiefer liegende Sedimente der Tobelwand durch Hangrutsch aufgeschlossen. In diesem Bereich, etwa 6,5 m unterhalb der Kalkmergel-Fundschicht, befindet sich eine bis zu 0,2 m mächtige Aufarbeitungslage, die zahlreiche Malmkalkbrocken (siehe auch Kap. 3.2.) sowie lose eingestreute Landschnecken- und Knochenreste enthält. Dieser Brockhorizont ist in Ost-West-Richtung auf etwa 15 m Länge aufgeschlossen. Er zeigt sich in diesem Abschnitt mit wellenförmiger, schwach nach Westen einfallender Oberfläche. Nach Westen keilt er aus, nach Osten ist er von Hangschutt überdeckt. Die durchschnittliche Höhenlage beträgt etwa 603,5 m ü.NN. Kantige Malmkalkbrocken fanden sich bisher von Kirschkerngröße bis zum Block mit den Maßen 20 cm x 18 cm x 15 cm. Im westlichen Teil des aufgeschlossenen Brockhorizontes konnte ein Bereich mit nestartiger Häufung von Malmkalkstücken beobachtet werden. Zwei größere Brocken fielen auf, die infolge fluviatiler Unterspülung etwa bis zur Hälfte in einer direkt unterhalb des Brockhorizontes liegenden Mergellinse eingelagert waren. Auch im östlichen Bereich des Aufschlusses wird der Brockhorizont von geringmächtigen Sandmergeln unterlagert. Dort ist er z.T. bankartig verfestigt. Der Brockhorizont und die

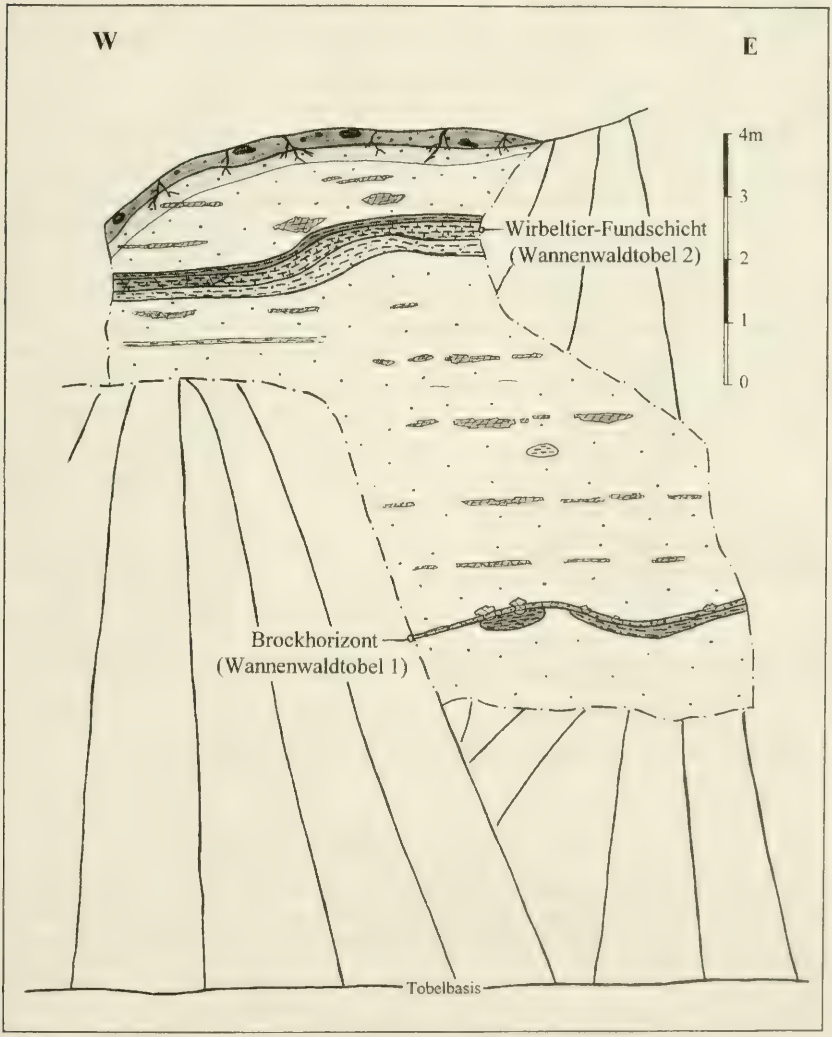


Abb. 4. Skizze des Aufschlusses mit dem Brockhorizont und der Wirbeltier-Fundschicht im Wannenwaldtobel. Legende: siehe Kap. 1.4.5.

darunter vorkommenden Mergel greifen rinnenartig in liegende OSM-Feinsande ein.

Fossilfunde aus dem Wannenwaldtobel erwähnt J. Probst bereits 1873. Die nicht näher beschriebene Fundstelle, eine etwa 1,5 m mächtige „Knauerschichte" (Sandmergel, wohl mit kalkigen Konkretionen durchsetzt), enthielt Reste von Landschnecken und Süßwassermuscheln. Die Probst'sche Fundstelle konnte zwar nicht mehr lokalisiert werden, sie muß aber nach den Höhenbestimmungen für das Atlasblatt Biberach (Supplement-Band der Württembergischen Jahrbücher; Regelmann et al. 1882: 67) bei etwa 605 m ü.NN. liegen.

Fossilliste, Wannenwaldtobel 1 (Brockhorizont bei 603,5 m ü.NN.)

Plantae:	indet. (Holzrest)	Pisces:	indet. (Wirbel)
Gastropoda:	*Cepaea silvana*	Reptilia:	Chelonia indet.
Bivalvia:	*Unio* sp. vel *Margaritifera* sp.	Mammalia:	indet. (Knochenreste)

Fossilliste, Wannenwaldtobel 2 (Kalkmergel bei 610,0 m ü.NN.)

Plantae:	cf. *Palmoxylon* sp.	Aves:	indet. (Knochenreste)
	indet. (Holzreste)	Mammalia:	*Galerix* aff. *exilis*
Gastropoda:	*Coretus* cf. *cornu*		Erinaceinae indet.
	Lymnaea dilatata		Soricidae indet.
	Galba sp.		*Proscapanus* cf. *sansaniensis*
	Cepaea silvana		Talpidae indet.
	Tropidomphalus sp.		*Myotis* sp.
	Limax sp.		*Heteroxerus* aff. *rubricati*
Bivalvia:	*Unio* sp. vel *Margaritifera* sp.*		*Miopetaurista* sp.
Ostracoda:	*Pseudocandona* sp.		*Microdyromys praemurinus* vel *miocaenicus*
	Cyprididae div. indet.		
Pisces:	*Channa* sp.		*Miodyromys aegercii*
	Gobius sp.		*Megacricetodon minor*
	Palaeocarassius sp.		*Democricetodon gracilis*
	Palaeoleuciscus sp.		*Democricetodon mutilus*
	Cyprinidae indet.		*Eumyarion* sp.
Amphibia:	Anura indet.		*Cricetodon* aff. *meini*
Reptilia:	Serpentes indet.		*Prolagus oeningensis*
	Ophisaurus sp.		*Heteroprox larteti*
	Chamaeleo sp.		*Heteroprox* / *Euprox* sp.
	Lacertilia indet.		*Dorcatherium guntianum*
	Ocadia sp.		Proboscidea indet.
	Trionyx sp.		
	Diplocynodon sp.		

*) Fundstelle in Feinsanden etwa 1,0 m unterhalb des Kalkmergels.

2.1.2. Tobel Oelhalde-Nord

Aufschlüsse im Bachtobel unmittelbar nördlich der Straße von Fischbach nach Wettenberg, etwa 200 m bis 250 m E' der Ortschaft Wettenberg. Aufgeschlossene Bereiche zwischen etwa 598 m und 616 m ü.NN. TK 25 Blatt 7924 Biberach. – Gauss-Krüger-Koordinaten: R = ^{35}62050, H = ^{53}22800.

Geologische Situation

Bisher konnten drei Malmkalk-Brockhorizonte verschiedener Höhenlagen (603,5 m, 604,5 m und 608,0 m ü.NN.) festgestellt werden, die OSM-Feinsanden mit Konkretionsbänken zwischengelagert sind. Die Vorkommen befinden sich im Bereich mehrerer Aufschlüsse der nördlichen Tobelwand. Sie sind in Ost-West-Richtung angeschnitten, jeweils nur wenige Meter lang und bis zu 25 cm mächtig.

Aus dem untersten Brockhorizont, der im östlichen Bereich des Tobels aufgeschlossen ist, konnten Malmkalkbrocken mit Durchmessern von etwa 1,0–6,5 cm geborgen werden. In dieser Lage fand sich auch ein isoliertes Bruchstück eines Belemniten. Eine etwas tiefer liegende Aufarbeitungslage, die bisher keine Malmkalke aufwies, mündet schräg in den Brockhorizont ein. Nur wenig unterhalb davon steht eine dünne Lage an, die mit zahlreichen limonitisierten Holzresten durchsetzt ist. Im gleichen Aufschluß befindet sich ein verfestigter Brockhorizont bei 604,5 m ü.NN., außerdem an einer weiteren Stelle mit ungefähr gleichem Höhenniveau etwa 30 m östlich davon entfernt. Die Durchmesser der Kalktrümmer betragen etwa 1–10 cm. Ein großes Zahnfragment aus diesem Brockhorizont stammt von einem Nashorn der Gattung *Brachypotherium* (Taf. 10, Fig. 8). Mehrere kleine Knochenbruchstücke können Säugetieren und Krokodilen zugeordnet werden.

Ein stratigraphisch höher liegender Brockhorizont kommt im westlichen Bereich des Tobels vor. Hier fanden sich relativ stark zugerundete Malmkalkstücke mit mittleren Durchmessern von 2–3 cm. Der größte entdeckte Kalkbrocken hat einen Durchmesser von etwa 4 cm. Ein ausgewitterter jurassischer Brachiopode (Terebratel) stellt den bisher einzigen makroskopischen Fossilrest aus dieser Lage dar. Unmittelbar unterhalb des Brockhorizontes stehen Feinsande mit Ton- und Mergelgeröllen sowie limonitisierten Holzresten an. Weiter unten finden sich tonig-mergelige Lagen mit zahlreichen gut erhaltenen Blattabdrücken. Die Pflanzenfundstelle liegt innerhalb des Brockhorizont-Bereiches bei etwa 605 m ü.NN. Der westliche Bereich des Tobels erschließt außerdem mehrere Aufarbeitungslagen, die auch nach intensiver Absuche keine Weißjurakalke lieferten. In der Aufarbeitungslage bei 612,5 m ü.NN. fanden sich jedoch spärliche Reste von Landschnecken, Fischen und Krokodilen.

Fossilliste, Tobel Oelhalde-Nord 1 (Brockhorizont bei 604,6 m ü.NN.)

Plantae: indet. (Holzreste)
Gastropoda: *Coretus* sp.
Cepaea silvana
Bivalvia: *Unio* sp. vel *Margaritifera* sp.
Reptilia: *Diplocynodon* sp.
Mammalia: *Brachypotherium brachypus*

Fossilliste, Tobel Oelhalde-Nord 2 (Pflanzenfundstelle bei etwa 605 m ü.NN.)

Plantae: *Daphnogene polymorpha*
Acer tricuspidatum
Salix varians
Quercus sp.
Nyssa haidingeri
Pterocarya paradisiaca
Berchemia sp.

Fossilliste, Tobel Oelhalde-Nord 3 (Aufarbeitungslage bei 612,5 m ü.NN.)

Gastropoda: *Cepaea silvana*
Pisces: Cyprinidae indet.
Reptilia: *Diplocynodon* sp.

2.1.3. Tobel Oelhalde-Süd

Aufschlüsse im Bachtobel südlich der Straße von Fischbach nach Wettenberg, etwa 400 m SE' der Ortschaft Wettenberg. Aufgeschlossene Bereiche zwischen etwa 594 m und 608 m ü.NN. TK 25 Blatt 7924 Biberach. – Gauss-Krüger-Koordinaten: R = ^{35}61950, H = ^{53}22525.

Geologische Situation (siehe auch Abb. 5–6)

An einer Stelle der südlichen Tobelwand sind zwei bis zu 0,3 m mächtige Aufarbeitungslagen aufgeschlossen, die keine Malmkalk-Komponenten enthalten. Die untere Schicht ist bankartig verfestigt und liegt bei 596,3 m ü.NN. Sie enthielt neben Mergelgeröllen und kleinen Kalkkonkretionen auch Überbleibsel von Pflanzen, Schnecken, Reptilien und Säugetieren. Unter den Fundstücken sind die Reste des machairodontiden Feliden *Prosansanosmilus* sp. vel *Sansanosmilus* sp. und des Boviden *Miotragocerus* sp. besonders hervorzuheben. Die Fossilien wurden überwiegend an der Schichtgrenze zur hangenden Tonmergellage angetroffen. Das Feinsediment ist dunkel gefärbt und nur wenige Zentimeter mächtig. Im nordöstlichen Bereich des Aufschlusses folgen darüber bis zu 0,3 m mächtige Quarzsande mit zahlreichen aufgearbeiteten Ton- und Mergelgeröllchen. Deutliche Schrägschichtung ist erkennbar. Nach oben geht der Horizont in eine gröbere Aufarbeitungslage über, die partienweise verfestigt ist. Im südwestlichen Bereich des Aufschlusses ist nur die untere Aufarbeitungslage bei 596,3 m ü.NN. aufgeschlossen und wird dort von einer bis zu 1,3 m mächtigen Mergelschicht unterlagert, die Tonlinsen und Kalkknollen enthält. Im Hangenden finden sich zwischen der Aufarbeitungslage und der

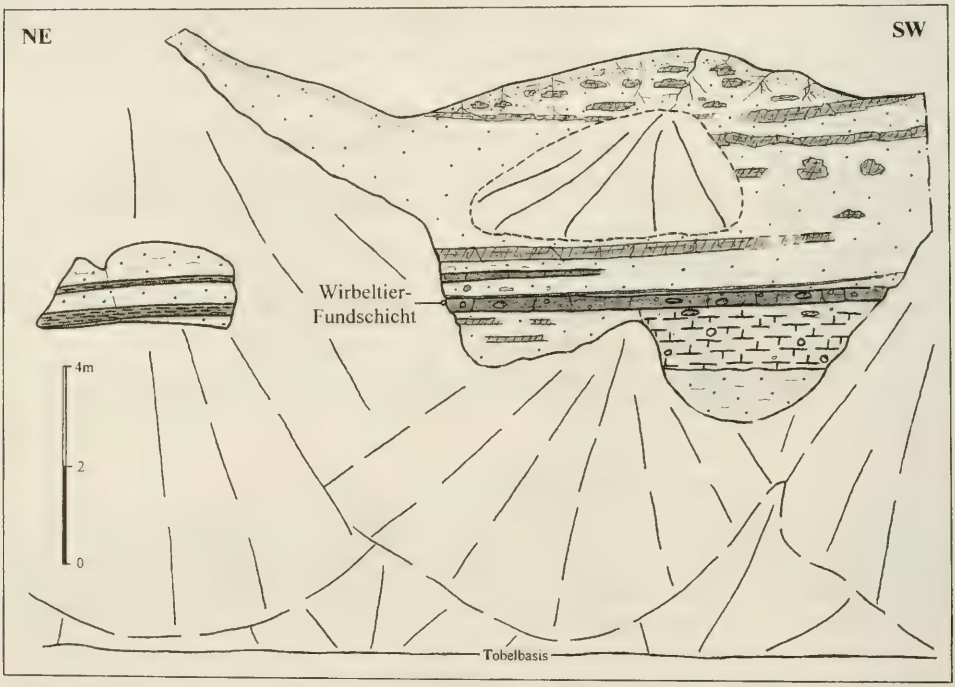


Abb. 5. Skizze des Aufschlusses mit der Wirbeltier-Fundschicht im Tobel Oelhalde-Süd. Legende: siehe Kap. 1.4.5.

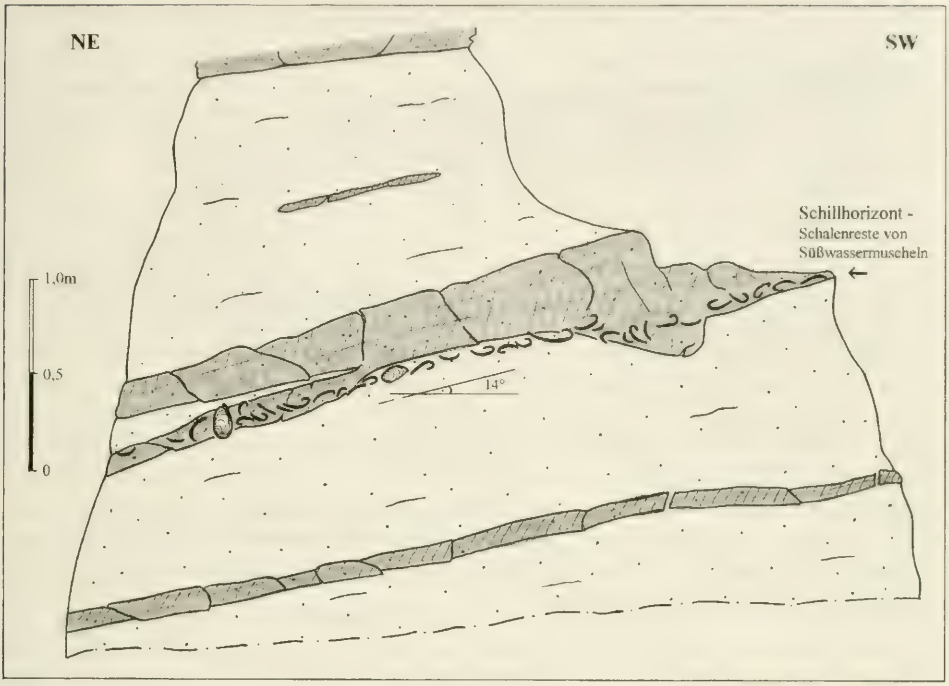


Abb. 6. Skizze des Aufschlusses mit dem Schillhorizont im Tobel Oelhalde-Süd. Legende: siehe Kap. 1.4.5.

dunklen Tonmergellage noch geringmächtige Quarzsande. Die höher liegenden Aufarbeitungshorizonte kommen hier nicht mehr vor, da sie bereits im mittleren Bereich des Aufschlusses auskeilen.

Ein weiterer Aufschluß der südlichen Tobelwand befindet sich etwa 50 m südwestlich der zuvor beschriebenen Fundstelle. Im Sommer 1996 konnte dort ein Horizont mit etwa 30 Schalenresten von Süßwassermuscheln – z.T. in zweiklappiger Erhaltung – beobachtet werden. Der Schillhorizont liegt innerhalb einer Feinsandschüttung (mit bankartigen Verfestigungen) bei 600,2 m ü.NN. Er fällt schwach nach Nordosten ein (siehe Abb. 6). Eine geringmächtige Aufarbeitungslage ist etwa 3,2 m oberhalb des Schillhorizontes aufgeschlossen. In dieser Schicht konnten bisher weder Fossilreste noch Malmkalkstücke gefunden werden.

Direkt gegenüber der Schillhorizont-Fundstelle konnten an der nördlichen Tobelwand zwei Brockhorizonte mit unterschiedlicher Höhenlage (605,3 m bzw. 606,7 m ü.NN.) entdeckt werden. Die Vorkommen sind in Ost-West-Richtung angeschnitten, etwa 5 m lang und bis zu 40 cm mächtig. In der unteren Lage treten Weißjuragesteine mit einem Durchmesser bis etwa 6 cm auf. Ein Malmkalkbrocken von dort zeigt Shatter-Cone-ähnliche Oberflächenstruktur (siehe Abb. 18, Kap. 3.2.5.). Aus der oberen Lage konnte bisher nur ein kleines Malmkalkstück (Ø etwa 2 cm) geborgen werden. Unterhalb dieses Brockhorizontes befindet sich eine geringmächtige Feinsandlage mit limonitisierten Holzresten.

Fossilliste, Tobel Oelhalde-Süd (Aufarbeitungshorizont bei 596,3 m ü.NN.)

Plantae:	indet. (Holzreste)	Mammalia:	*Prosansanosmilus* sp. vel *Sansanosmilus* sp.
Gastropoda:	*Coretus* sp.		Rhinocerotidae indet.
	Lymnaea sp.		Suidae indet.
	Cepaea silvana		Cervidae indet.
Bivalvia:	*Margaritifera flabellata**		cf. *Palaeomeryx* sp.
Reptilia:	*Trionyx* sp.		*Dorcatherium guntianum*
	Testudo sp.		*Miotragocerus* sp.
	Geochelone sp.		Proboscidea indet.
	Diplocynodon sp.		

*) Schillhorizont mit ca. 30 Schalenresten bei 600,2 m ü.NN.

Bereits im letzten Jahrhundert suchte J. Probst die Tobel im Bereich der Oelhalde nach Fossilien ab. An einer nunmehr unbekannten Fundstelle, die Probst „Fischbach“ nannte, fand er Reste von Schnecken, Schildkröten und Säugetieren (siehe Probst 1873). Informationen hierzu können den Höhenbestimmungen für das Atlasblatt Biberach (Supplement-Band der Württembergischen Jahrbücher; Regelmann et al. 1882: 59) entnommen werden. Demnach lag der Fundhorizont, eine 0,4 m mächtige „Knauerschichte“, bei einer Höhe von etwa 587 m ü.NN. Die Fossilreste dieser Fundstelle werden in den Städtischen Sammlungen Biberach a. d. Riß (Braith-Mali-Museum) aufbewahrt.

2.1.4. Awengen

Sandgrube am westlichen Talhang der Umlach, unmittelbar W’ der Ortschaft Awengen. TK 25 Blatt 7925 Ochsenhausen. – Gauss-Krüger-Koordinaten: R = ^{35}62250, H = ^{53}20500.

Geologische Situation

Die kleine Grube erschließt etwa 6 m schräggeschichtete OSM-Feinsande. Spärliche Fossilreste lieferte eine Aufarbeitungslage, die etwa auf halber Höhe der Grubenwand ansteht. Sie ist geringmächtig und keilt rasch nach beiden Seiten aus.

Fossilliste, Awengen (Aufarbeitungslage bei etwa 580 m ü.NN.)

Gastropoda:	*Lymnaea* sp.
	Cepaea sp.
Mammalia:	indet. (Knochenreste)

2.2. Raum Edelbeuren

2.2.1. Edelbeuren-Schlachtberg

Verfüllte Sandgrube im Bereich des Schlachtbergs, etwa 500 m S’ der Ortsmitte von Edelbeuren. Ehemals aufgeschlossener Bereich liegt etwa bei 578 m bis 585 m ü.NN. TK 25 Blatt 7926 Erolzheim. – Gauss-Krüger-Koordinaten: R = ^{35}76180, H = ^{53}28420.

Geologische Situation (siehe auch Abb. 7)

Die nördliche Grubenwand erschloß eine etwa 7 m mächtige Feinsandabfolge mit zwei dicht beieinanderliegenden Aufarbeitungslagen bei etwa 583 m ü.NN. Die maximale Mächtigkeit dieser Lagen betrug etwa 0,5 m. Sie enthielten neben Ton- und Mergelgeröllen sowie kleinen Kalk- und Sandsteinkonkretionen Fossilreste von Pflanzen, Schnecken, Süßwassermuscheln (z. T. zweiklappig erhaltene Schalen) und Wirbeltieren. Die obere – teilweise verfestigte – Aufarbeitungslage war nur im west-

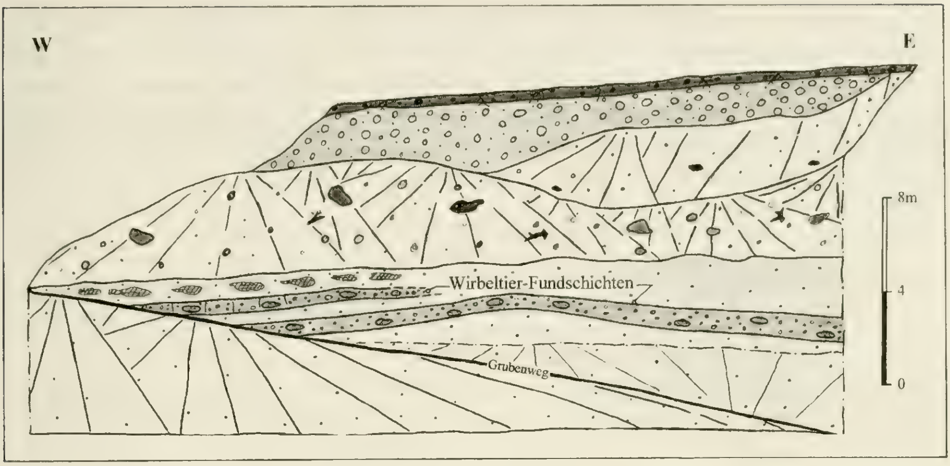


Abb. 7. Skizze der nördlichen Aufschlußwand der ehemaligen Sandgrube Edelbeuren-Schlachtberg. Legende: siehe Kap. 1.4.5.

lichen Bereich der Grubenwand aufgeschlossen. Etwa in der Mitte der Sandgrube keilte sie aus. Über dieser Schicht folgten Feinsande mit zahlreichen zapfenförmigen Sandsteinkonkretionen. Im Bereich der Grubenbasis war ein linsenförmiges Vorkommen von kohligen Sanden (schwarz gefärbt und bis zu 0,2 m mächtig) angeschnitten. Die Sandgrube wurde 1995 verfüllt, die Fundschichten selbst sind nicht mehr zugänglich. Oberhalb der miozänen Feinsande befinden sich pleistozäne Terrassenschotter, welche rinnenartig in die OSM-Sedimente eingeschnitten sind und an ihrer Basis kohlig-sandige Gerölle aus der OSM enthalten.

Fossilliste, Edelbeuren-Schlachtberg (2 Aufarbeitungslagen bei etwa 583 m ü.NN.)

Plantae:	indet. (Holzreste)	Mammalia:	Sciuridae indet.
Gastropoda:	*Coretus* cf. *cornu*		*Steneofiber* sp.
	Cepaea silvana		Ochotonidae indet.
	Tropidomphalus aff. *zellii*		Mustelidae indet.
	Limax sp.		Carnivora indet.
Bivalvia:	*Margaritifera flabellata*		cf. Rhinocerotidae indet.
Pisces:	indet. (Schädelelement)		*Hyotherium* cf. *soemmeringi*
Reptilia:	*Trionyx* sp.		*Dicrocerus elegans*
	Testudo sp.		*Heteroprox / Euprox* sp.
	Diplocynodon sp.		*Palaeomeryx* sp.
			Dorcatherium guntianum

2.2.2. Edenbachen

Sandgrube am westlichen Talhang des Reichenbaches, etwa 1 km N' der Ortsmitte von Edenbachen. TK 25 Blatt 7926 Erolzheim. – GAUSS-KRÜGER-Koordinaten: $R = {}^{35}76120$, $H = {}^{53}26570$.

Geologische Situation

In der etwa 8 m hohen Grube sind feinkörnige Quarzsande mit mehreren Aufarbeitungslagen erschlossen, die nur bis wenige Zentimeter mächtig sind und rinnenartig ineinandergreifen. Sie kommen im Bereich von etwa 4–5 m oberhalb der Grubensohle vor. Neben Ton- und Mergelgeröllen sowie Feinkieslinsen (Erolzheimer Sande) enthalten die Aufarbeitungslagen auch zahlreiche limonitisierte Holzreste. Im Sommer 1987 standen an der Grubenbasis bis zu 0,5 m mächtige kohlige Sedimente mit Feinkieskomponenten (Ø bis ca. 1,0 cm) und Holzresten an. Dieser Aufschlußbereich ist heute größtenteils verschüttet.

Fossilliste, Edenbachen (Feinsandhorizont bei etwa 585 m ü.NN.)

Plantae:	indet. (Holzreste)

2.2.3. Binnrot

Sandgrube am östlichen Talhang der Rot, etwa 130 m NNE' der Ortschaft Binnrot. Aufgeschlossener Bereich zwischen etwa 571 m und 579 m ü.NN. TK 25 Blatt 7926 Erolzheim. – Gauss-Krüger-Koordinaten: $R = {}^{35}78500$, $H = {}^{53}25600$.

Geologische Situation

In der Sandgrube sind auf etwa 8 m Höhe schräggeschichtete OSM-Feinsande erschlossen. Die Fossilführung ist auf mehrere geringmächtige Aufarbeitungslagen beschränkt, die rinnenartig ineinandergreifen. Seitlich keilen sie rasch aus. Etwa 6 m oberhalb der Grubensohle befindet sich eine Sandlage mit kleinen Kalk- und Sandsteinkonkretionen, welche außerdem zahlreiche Reste kleiner Schnecken und Süßwassermuscheln enthält (Schillhorizont).

Fossilliste, Binnrot (Aufarbeitungslagen zwischen 571,3 m und 572,7 m ü.NN.)

Plantae:	indet. (Holzreste)	Pisces:	indet. (Knochenreste)
Gastropoda:	*Cepaea silvana*	Reptilia:	Chelonia indet.
	Tropidomphalus sp.	Mammalia:	Rhinocerotidae indet.
	cf. *Valvata* sp.*		
Bivalvia:	*Unio* sp. vel *Margaritifera* sp.		
	Sphaerium sp.*		

*) Schillhorizont bei etwa 577 m ü.NN.

2.2.4. Bonlanden

Hanganschnitt am westlichen Ortsende von Bonlanden (Illertal), etwa 250 m S' der Klosteranlage. Aufgeschlossener Bereich etwa 564,5 m bis 568,0 m ü.NN. TK 25 Blatt 7926 Erolzheim. – Gauss-Krüger-Koordinaten: $R = {}^{35}79800$, $H = {}^{53}26070$.

Geologische Situation

Der kleine Aufschluß erschließt schräggeschichtete Feinsande, in die eine bis zu 0,4 m mächtige, fossilführende Aufarbeitungslage eingeschaltet ist (Abb. 10). Sie ist in Ost-West-Richtung auf etwa 10 m Länge angeschnitten und fällt schwach nach Westen ein. Neben den Fossilresten enthält sie Ton- und Mergelgerölle (Ø bis 10 cm), Kalkknöllchen sowie zahlreiche kleine bis mittelgroße Sandsteinkonkretionen (Abb. 39). Der obere Bereich der Aufarbeitungslage ist mit zahlreichen limonitisierten Holzresten durchsetzt. Schlämmproben (insgesamt etwa 20 kg Rohmaterial), die an verschiedenen Stellen der Aufarbeitungslage entnommen wurden, enthielten nur wenige bestimmbare Fossilreste.

Fossilliste, Bonlanden (Aufarbeitungslage bei 564,9 m ü.NN.)

Plantae:	*Chara* sp.
	cf. *Phragmites* sp.
	indet. (Holzreste*))
Gastropoda:	*Coretus* cf. *cornu*
	Lymnaea sp.
	Cepaea silvana
	Cepaea sp.
	Limax sp.
Bivalvia:	*Unio* sp. vel *Margaritifera* sp.
Pisces:	*Channa* sp.
Amphibia:	cf. *Latonia* sp.
Reptilia:	*Ophisaurus* sp.
	Ocadia sp.
	Trionyx sp.
	Testudo sp.
	Geochelone sp.
	Diplocynodon sp.
Aves:	indet. (Phalange)
Mammalia:	Insectivora indet.
	Miodyromys sp.
	Cricetodon cf. *sansaniensis*
	Cricetidae indet.
	Ochotonidae indet.
	cf. *Micromeryx flourensianus*
	Dicrocerus elegans
	Cervidae indet.
	Dorcatherium cf. *crassum*

*) Verkieselte Holzreste und Anreicherung von limonitisierten Holzresten am Top der Fundschicht.

2.2.5. Edelbeuren-Maurerkopf

Sandgrube am östlichen Talhang der Rot, etwa 750 m E' der Ortsmitte von Edelbeuren. Aufgeschlossener Bereich liegt am sogenannten „Maurerkopf" zwischen etwa 557 m und 570 m ü.NN. TK 25 Blatt 7926 Erolzheim. – Gauss-Krüger-Koordinaten: R = ^{35}76880, H = ^{53}29030.

Geologische Situation (siehe auch Abb. 8)

Die heute aufgelassene Grube erschließt eine Wechselfolge von feinkörnigen Quarzsanden mit Ton- und Mergeleinschaltungen sowie zwei fossilführende Aufar-

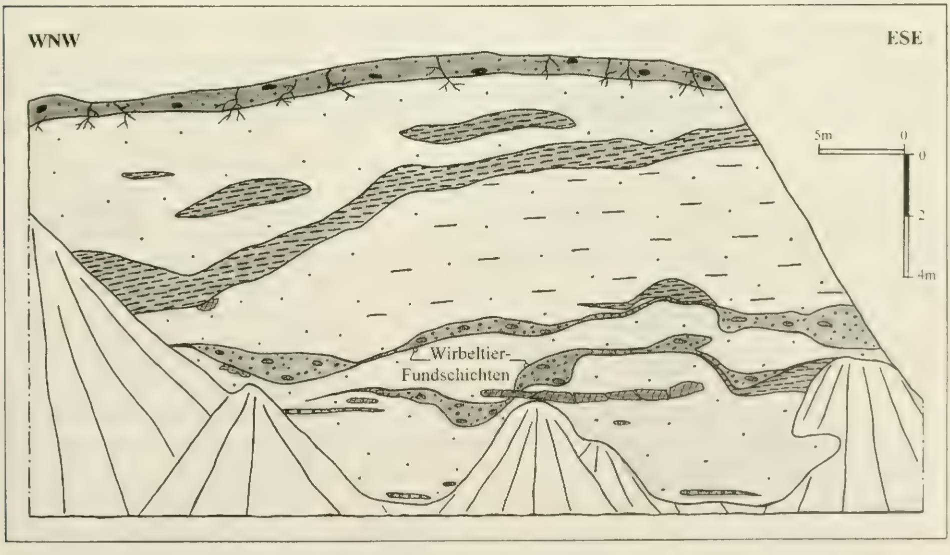


Abb. 8. Aufschlußskizze der Sandgrube Edelbeuren-Maurerkopf. Legende: siehe Kap. 1.4.5.

beitungslagen, die rinnenartig in die liegenden Feinsande eingeschnitten sind. Die Aufarbeitungslagen liegen im Höhenbereich zwischen 559,5 m und 563,0 m ü.NN. relativ dicht beieinander. Ihre maximale Mächtigkeit beträgt etwa 1,0 m. Die Grundmasse der Aufarbeitungslagen besteht aus muskovitreichem Feinsand und kleinen Sandsteinkonkretionen (knollenförmige bzw. längliche, teilweise verzweigte Gebilde; Abb. 39), in die Ton- und Mergellinsen sowie wenige Fossilreste eingelagert sind. Fossilanreicherungen fanden sich nur bei Landschnecken. Wirbeltierfunde sind diffus im Sediment verteilt und gewöhnlich Einzelfunde. Zusammengehörende Skeletteile kommen nur ausnahmsweise vor (siehe Kap. 4.6., Rhinocerotidae indet.). Bei den Funden handelt es sich zumeist um Oberflächenaufsammlungen von herausgewitterten Stücken, da aus Gründen des Naturschutzes in der Grube nicht in größerem Stil gegraben werden darf. Durch Sieben und Schlämmen (etwa 150 kg Rohmaterial) konnten aus den Aufarbeitungslagen zusätzlich Mikrofossilien, vor allem Kleinsäugerzähne, gewonnen werden. Im Höhenniveau der Fundschichten finden sich große Sandsteinkonkretionen, die infolge von Verwitterung bankartig aus der Grubenwand ragen.

Fossilliste, Edelbeuren-Maurerkopf (2 Aufarbeitungslagen im Bereich von 559,5 m bis 563,0 m ü.NN.)

Plantae:	*Chara* sp.
	Celtis sp.
	indet. (Holzreste)
Gastropoda:	*Bithynia* sp.
	Coretus cf. *cornu*
	Lymnaea dilatata
	cf. *Lymnaea armaniacensis*
	Tudorella conica
	Cepaea silvana
	Tropidomphalus aff. *zellii*
	Klikia coarctata
	Limax sp.
Bivalvia:	*Unio* sp. vel *Margaritifera* sp.
Ostracoda:	Cyprididae indet.
Crustacea:	*Potamon* sp.
Pisces:	*Channa* sp.
	Palaeocarassius sp.
	Teleostei indet.
Amphibia:	Discoglossidae indet.
	Anura indet.
	Mioproteus caucasicus
Reptilia:	*Vipera* sp.
	Serpentes indet.
	Ophisaurus sp.
	Lacertilia indet.
	Ocadia sp.
	Trionyx sp.
	Ptychogaster sp.
	Testudo sp.
	Geochelone sp.
	Diplocynodon sp.
Aves:	indet. (Knochenreste)
Mammalia:	*Galerix* aff. *symeonidisi*
	Mioechinus sp. vel *Amphechinus* sp.
	Miosorex sp.
	Soricidae indet.
	Plesiodimylus sp.
	Talpidae indet.
	Sciuridae indet.
	Keramidomys carpathicus vel *thaleri*
	Microdyromys cf. *miocaenicus*
	Paraglirulus werenfelsi
	Miodyromys aegercii
	Megacricetodon minor
	Megacricetodon lappi
	Democricetodon mutilus
	Eumyarion cf. *medius*
	Cricetodon aff. *meini*
	Prolagus oeningensis
	Trocharion albanense
	Proputorius aff. *sansaniensis*
	Semigenetta sansaniensis
	Mustelidae indet. vel Viverridae indet.
	Carnivora indet.
	Chalicotheriidae indet.
	Rhinocerotidae indet.
	Suidae indet.
	Cainotherium cf. *huerzeleri*
	cf. *Procervulus dichotomus*
	Dorcatherium guntianum
	*Gomphotherium angustidens**

*) Altfund (vor 1896) von einer nunmehr unbekannten Fundstelle bei Edelbeuren.

Eine erste Übersicht zur Fauna und Flora gaben HEIZMANN & SACH (1994).

2.3. Raum Ochsenhausen

2.3.1. Heselsberg

Zwei ehemalige Baugruben im Wohngebiet des Heselsberges, etwa 650 m NE' der Klosteranlage von Ochsenhausen. TK 25 Blatt 7925 Ochsenhausen. – Gauss-Kruger-Koordinaten: $R = {}^{35}71450$, $H = {}^{53}26010$ (Baustelle Harsch) und $R = {}^{35}71360$, $H = {}^{53}26190$ (Baustelle Remmele).

Geologische Situation

Die westliche Grubenwand der Baustelle Harsch erschloß muskovitreiche Feinsande sowie eine nur bis 2 cm mächtige Aufarbeitungslage, die linsenförmig war und wenige Fossilreste lieferte.

Im Sommer 1996 wurde an der Grubenbasis der Baustelle Remmele ein fossilführender Feinkieshorizont (Vorkommen der Erolzheimer Sande) mit wenigen Ton- und Mergelgeröllen angeschnitten (Abb. 11). Die maximale Mächtigkeit der Lage betrug etwa 0,3 m. Im basalen Bereich war sie z.T. bankartig verfestigt. Über der Fundschicht folgten etwa 4 m feinkörnige Quarzsande mit Schrägschichtungskörpern und vereinzelten Sandsteinkonkretionen. An der nördlichen Grubenwand befanden sich nur wenige Zentimeter oberhalb der Feinkieslage bis zu 0,2 m mächtige kohlige Ablagerungen, die nach Westen auskeilten.

Fossilliste, Baustelle Harsch (Aufarbeitungslage bei etwa 620 m ü.NN.)

Plantae:	indet. (Holzreste)	Reptilia:	Chelonia indet.
Gastropoda:	*Lymnaea* sp.	Mammalia:	indet. (Knochenreste)
	Cepaea sp.		

Fossilliste, Baustelle Remmele (Feinkieslage bei etwa 607 m ü.NN.)

Plantae:	indet. (Holzreste)	Reptilia:	*Testudo* sp.
Gastropoda:	*Cepaea silvana*	Mammalia:	Rodentia indet.
	Tropidomphalus aff. *zellii*		cf. Rhinocerotidae indet.
Bivalvia:	*Unio* sp. vel *Margaritifera* sp.		Cervidae indet.

2.3.2. Liebherr-Aufschlüsse

Hanganschnitte unmittelbar NE' bzw. SE' des Industriegeländes der Firma Liebherr in Ochsenhausen. TK 25 Blatt 7925 Ochsenhausen. – Gauss-Krüger-Koordinaten: $R = {}^{35}71810$, $H = {}^{53}26000$ (NE-Aufschluß) und $R = {}^{35}71680$, $H = {}^{53}25820$ (SE-Aufschluß).

Geologische Situation

Bei der Erweiterung des oben genannten Industriebetriebes wurden Sedimente der OSM angeschnitten. Die bis etwa 10 m hohen Aufschlüsse liegen in unverfestigten Feinsanden, aus denen ein einzelner Knochenrest sowie große Baumstamm- und Astfragmente geborgen werden konnten. Auf der Innenrinde der Holzreste sind z. T. reine Calcitkristalle und Calcitrosen aufgewachsen (siehe Heider, Wegele & Amstutz 1976). Im März 1992 konnte an der Basis des südöstlichen Aufschlusses eine kohlige Schicht beobachtet werden, die geringmächtig war und seitlich nach wenigen Metern auskeilte (Abb. 9). Bemerkenswert sind auch die am NE-Hang aufgeschlossenen Zapfensande. Es handelt sich hierbei um zapfen- und blumenkohlförmige Sandsteinkonkretionen mit kalkigem Bindemittel. Die Zapfensande sind etwa horizontal in der Feinsandabfolge eingelagert und weisen mit ihren Stielenden überwiegend in südwestliche Richtung. Die bevorzugte Ausrichtung ergab sich vermutlich durch eine schwache Grundwasserströmung während der Bildung der Konkretionen.

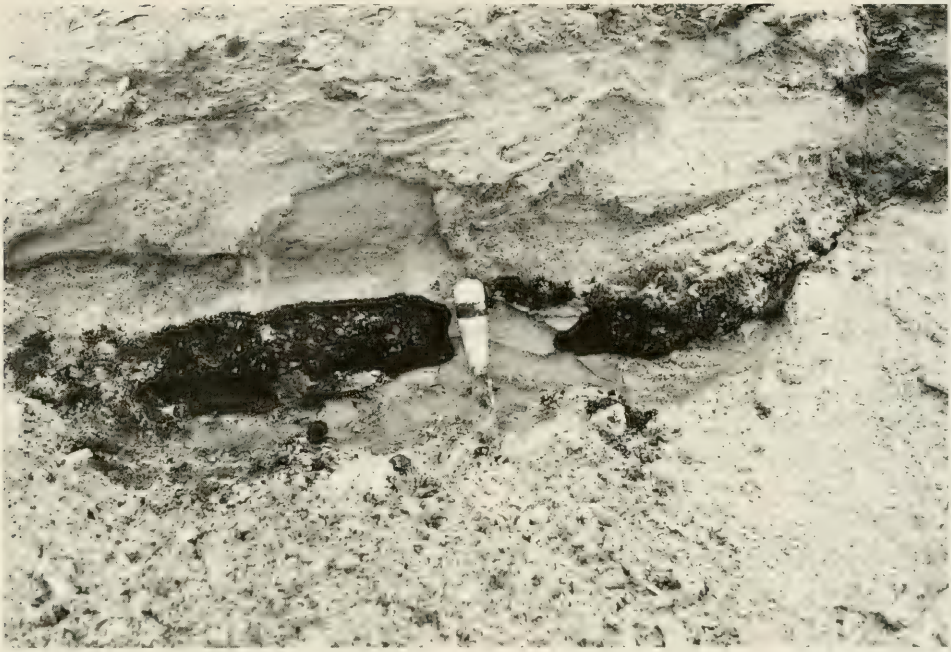


Abb. 9. Schwarz gefärbte, kohlige Sedimente an der Basis des Aufschlusses Liebherr SE. Die maximale Mächtigkeit der kohligen Schicht beträgt etwa 15 cm.

Fossilliste, Liebherr NE und SE (Feinsande bei etwa 600 m ü.NN.)

Plantae:	*Berchemia* sp.[1]
	indet. (Holzreste[2])
Mammalia:	indet. (Knochenrest)

[1]) von A. Buschle gefundener Blattabdruck aus Mergeln nahe an der Basis des Aufschlusses Liebherr NE.

[2]) Holzreste und Blattabdrücke von Liebherr NE erwähnen Heider, Wegele & Amstutz (1976: 304).

2.3.3. Oberstetten

Aufschluß am östlichen Talhang der Unteren Rottum, etwa 500 m SSW' der Ortsmitte von Oberstetten. TK 25 Blatt 7925 Ochsenhausen. – Gauss-Krüger-Koordinaten: R = ^{35}72070, H = ^{53}23070.

Geologische Situation

Spärliche Fossilreste wurden einer geringmächtigen Aufarbeitungslage entnommen, die feinkörnigen Quarzsanden mit Sandsteinkonkretionen zwischengelagert ist.

Fossilliste, Oberstetten (Aufarbeitungslage bei etwa 615 m ü.NN.)

Plantae:	indet. (Holzreste)
Gastropoda:	*Cepaea* sp.
Mammalia:	indet. (Knochenreste)

2.4. Weihungtal

2.4.1. Auttagershofen

Hanganschnitt am östlichen Talrand der Weihung (Betriebsgelände der Firma Guggenberger), etwa 350 m NW' der Ortsmitte von Auttagershofen. TK 25 Blatt 7826 Kirchberg. – GAUSS-KRÜGER-Koordinaten: R = $^{35}75750$, H = $^{53}40620$.

Geologische Situation

Bei der Erweiterung eines Betriebsgeländes wurde ein Hang in der OSM aufgeschlossen. Im unteren Bereich des etwa 7 m hohen und 50 m breiten Aufschlusses sind Mergelsande angeschnitten, die nach oben in ein Kalkmergelband mit zahlreichen Konkretionen – sowie recht harten, weißlichen Kalkknollen mit Harnischähnlichen Druckstrukturen – übergehen. Schlämmproben dieses Mergels enthielten spärliche Fossilreste. Der Kalkmergel ist etwa 1 m mächtig. Darüber folgen etwa 1 m mächtige Tonmergel, die nur im oberen Bereich Kalkknöllchen enthalten. Aus dieser Schicht konnten auch durch Schlämmen keine Fossilien gewonnen werden. Der Horizont mit Kalk- und Tonmergeln fällt schwach nach Westen ein. Oberhalb der Mergel finden sich schräggeschichtete, glimmerreiche Feinsande mit einzelnen limonitisierten Holzresten.

Fossilliste, Auttagershofen (Kalkmergel bei etwa 531 m ü.NN.)

Plantae:	indet. (Holzreste)	Pisces:	indet. (Schuppenrest)
Gastropoda:	*Bithynia* sp.	Mammalia:	Ochotonidae indet.
	Cepaea sp.		indet. (Knochenreste*)

*) Darunter ein Altfund (vor 1878) eines größeren Knochenrestes, der bei Wain (Aufarbeitungslage, genaue Fundstelle unbekannt) gefunden wurde.

3. Lithostratigraphischer Teil

3.1. Sedimente der Oberen Süßwassermolasse

Die am weitesten verbreitete und am häufigsten aufgeschlossene Fazies der OSM im Landkreis Biberach a. d. Riß sind die Quarzglimmersande, gut sortierte Fein- bis Mittelsande mit auffälligem Anteil an Muskovit und durchschnittlich etwa 10–15 % karbonatischem Bindemittel. Der Karbonatgehalt läßt allerdings keinen Rückschluß auf den primären Kalkgehalt der Sande zu. Er ist auf umgelagerte Kalksubstanz zurückzuführen, die vermutlich in stratigraphisch höher liegenden Mergelhorizonten gelöst und anschließend den Sanden durch Sickerwasser zugeführt wurde. Je nach reduziertem oder oxidiertem Zustand der enthaltenen Eisenverbindungen sind die Glimmersande hellgrau, blaugrau bis graugrün oder hellgelb bis rostbraun gefärbt. Schräg- und Kreuzschichtungen zeugen von fluviatiler Ablagerung der Sedimente. Die Feinsande (in Oberschwaben auch Pfohsande genannt) sind stark verdichtet und deshalb sehr standfest. Sie bilden meist senkrechte Aufschlußwände. Durch Kalk verfestigte Sandpartien wittern in Aufschlüssen bankartig heraus. Lokal finden sich Bereiche mit zapfenförmigen Sandsteinkonkretionen (sogenannte Zapfensande). Vereinzelt wurden in den Aufschlüssen bei Ochsenhausen und Edelbeuren kohlige Einschaltungen („Braunkohlenflözchen") beobachtet, die bis zu 0,5 m mächtig sind und lateral sehr rasch auskeilen (ein Beispiel zeigt Abb. 9).

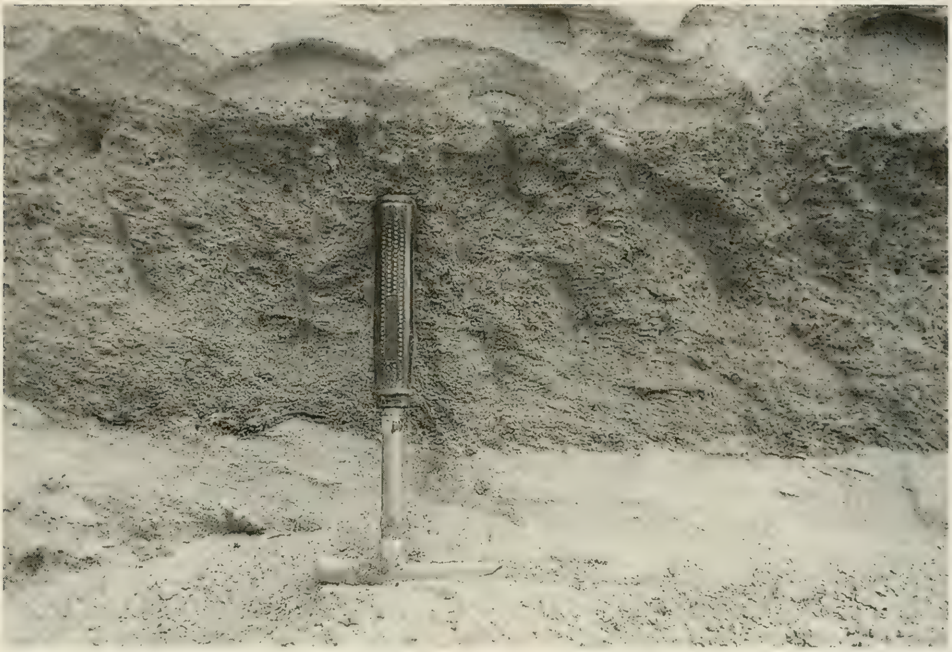


Abb. 10. Die Wirbeltierfundschicht (Bildmitte) des Aufschlusses Bonlanden (Illertal) – eine fluviatile Aufarbeitungslage. Länge des Maßstabes etwa 30 cm.

Gebietsweise sind den Glimmersanden fluviatile Aufarbeitungshorizonte (Abb. 10) zwischengelagert. Sie sind recht unterschiedlich zusammengesetzt und enthalten Ton-/Mergelgerölle (Durchschnittsgröße 1–5 cm, Einzelstücke bis etwa 15 cm), Feinkieslinsen, Kalkkonkretionen sowie kleine knollenförmige Sandsteinkonkretionen, die lokal sehr häufig vorkommen (vor allem in der Gegend von Edelbeuren). Das Zwischenmittel ist stets der OSM-Feinsand. Recht spärlich finden sich größere Fossilien wie verkieselte Holzreste, Schneckengehäuse, Bruchstücke von Muschelschalen und Zahn- bzw. Knochenreste (meist abgerollt) von Wirbeltieren. Nur durch Schlämmen des Sedimentes kann eine größere Anzahl von Fossilresten – u.a. Kleinsäugerzähnchen – gewonnen werden. In wenigen Aufarbeitungslagen des Untersuchungsgebietes wurden zusätzlich Weißjuragesteine gefunden. Die bisher im Biberacher Raum entdeckten Vorkommen dieser sogenannten Brockhorizonte (sensu STEPHAN 1952) liegen ausschließlich im Bereich des Hochgelände (siehe Kap. 3.2.).

Bemerkenswert ist ein Vorkommen der von KIDERLEN 1931 beschriebenen Erolzheimer Sande am Heselsberg in Ochsenhausen (Baustelle Remmele, Abb. 11), welches allerdings nur kurzzeitig aufgeschlossen war. Die Erolzheimer Sande enthalten aufgearbeitetes Material mit deutlicher Feinkies-Komponente. Der Hauptbestandteil ist quarzitisches Material mit vorwiegend weißer und bläulich-grauer Farbe. Die Quarze sind stets gut kantengerundet. Untergeordnet kommen hornstein- und glimmerschieferähnliche Gesteine sowie Sandsteingerölle vor (WEIDENBACH 1940: 23). Vereinzelt sind auch Fossilreste, u.a. Fragmente von Schalen und Knochen, eingestreut. Der Horizont am Heselsberg ist z.T. nagelfluhartig verbacken. Aus dem östlichen Teil des Landkreises Biberach a.d. Riß sind die Erolzheimer Sande (auch

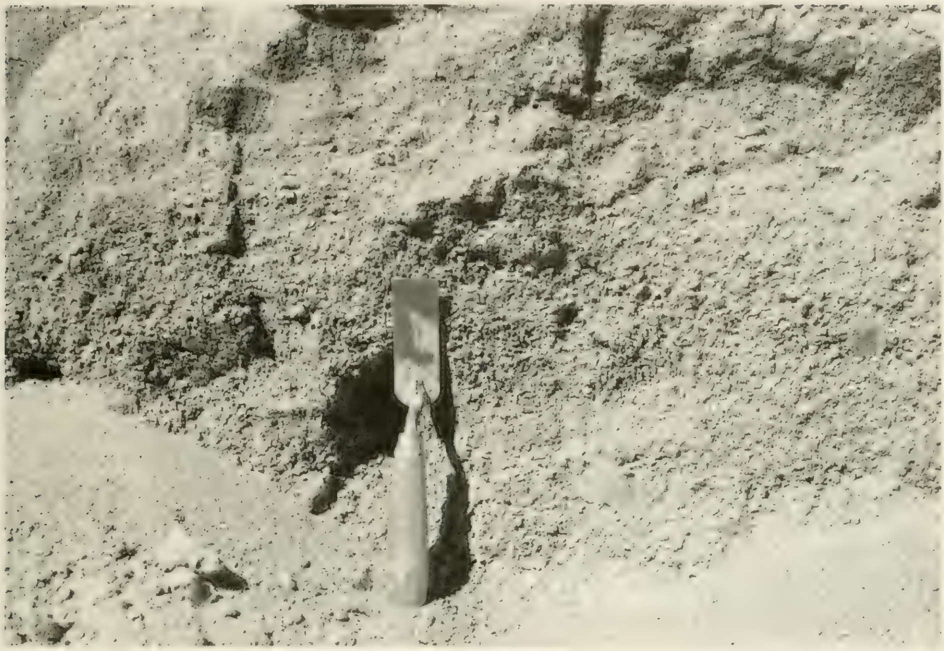


Abb. 11. Feinkieshorizont (Erolzheimer Sande) an der Grubenbasis der Baustelle Remmele in Ochsenhausen. Länge des Maßstabes etwa 20 cm.

„Rieselhorizonte") bereits seit längerem bekannt, z.B. Fundpunkte bei Oberstetten, Ochsenhausen, Edenbachen (Kap. 2.2.2.) und Erolzheim (siehe Kiderlen 1931 und Doppler 1989: 116).

Neben der Sandfazies mit den Aufarbeitungslagen und den Erolzheimer Sanden enthält die OSM im untergeordneten Maße tonige bis feinsandige Mergelschichten, die unterschiedliche Mächtigkeiten aufweisen. Sie gehen häufig ohne scharfe Grenze in die Sande über. Vereinzelt finden sich auch kleine Ton- und Mergellinsen. Die Farbe ist gewöhnlich hellgrau, grünlichgrau bis blaugrau oder gelbbraun bis dunkelbraun. Ausgesprochen selten kommen fossilreiche Mergelhorizonte mit Pflanzen-, Mollusken- und Wirbeltierresten vor (siehe Fundschichten Wannenwaldtobel 2 und Tobel Oelhalde-Nord 2). Ab und zu finden sich in den Mergeln kleine Kalkkonkretionen, die schichtweise angeordnet sind. Die weißen, kreidigen Knöllchen lassen sich meist leicht mit der Hand zerdrücken. Auch harte, lößkindelartige Kalkkonkretionen kommen vor. Tonig-mergelige Sedimente wirken als Wasserstauer und bilden häufig Quellhorizonte.

Innerhalb der Ablagerungen der Oberen Süßwassermolasse lassen sich im Landkreis Biberach a. d. Riß petrographisch folgende Horizonte unterscheiden:

I) Fluviatile Bildungen:
   a) Quarzglimmersande
   b) Aufarbeitungshorizonte
      - Konkretionsreiche Aufarbeitungslagen mit nur geringem Feinkiesanteil (z.B. Edelbeuren-Maurerkopf)
      - Aufarbeitungslagen mit wenigen Konkretionen und nur geringem Feinkiesanteil (z.B. Tobel Oelhalde-Süd)

- Erolzheimer Sande (z.B. Edenbachen)
- Brockhorizonte, mit Malmkalk-Komponenten (z.B. Wannenwaldtobel 1)

II) Limnisch-fluviatile Bildungen:
  c) Mergel und Tone
  d) kohlige Sedimente.

3.2. Malmkalk-Brockhorizonte des Hochgeländs

3.2.1. Allgemeines

Das Vorkommen von Brockhorizonten im nördlichen Molassebecken war bisher auf wenige Fundstellen in Bayern (Umgebung von Augsburg, Pfaffenhofen und Landshut) sowie in der Schweiz (bei St. Gallen) begrenzt. In jüngster Zeit konnten nun erstmalig auch in der Oberen Süßwassermolasse (OSM) von Baden-Württemberg Lagen mit Malmkalkbrocken aufgefunden werden, für die ein direkter Bezug zur Rieskatastrophe angenommen werden kann. Im Fundgebiet stehen vergleichbare Kalkgesteine nur in den rund 1500 m tiefer liegenden Schichten der Juraformation – unterhalb der Molasse – an. Geographisch gesehen nehmen die neuen Fundstellen eine vermittelnde Position zwischen den Brockhorizont-Fundstellen bei Augsburg und bei St. Gallen ein (siehe Abb. 12), wobei die Distanz zum Zentrum des Nördlinger Rieses etwa 110 km beträgt.

3.2.2. Forschungsgeschichte

Die ersten schriftlichen Hinweise auf Vorkommen ortsfremder Weißjuragesteine im nördlichen Molassebecken gehen auf A. Penck (1901: 50) zurück. Danach erarbeitete L. Reuter (1925) eine Übersicht zur Verbreitung von Malmkalkbrocken, die an der Basis pleistozäner Schotter aufgefunden wurden. Bereits zu dieser Zeit deutete er die Gesteine als Riesauswürflinge. Unter der Bezeichnung Reuter'sche Blöcke wurden die ortsfremden Weißjuragesteine in der Fachwelt allgemein bekannt. Stephan (1952) beschrieb Brockhorizonte in der OSM bei Gallenbach (15 km E' von Augsburg) und bezeichnete die Malmkalk-Komponenten entsprechend dem damaligen Kenntnisstand als vulkanische Auswürflinge. Einige Jahre später untersuchte Herold (1969) eine vereinzelte Malmkalk-Trümmermasse östlich von Landshut, deren Herkunft er entweder durch das Riesereignis oder durch vulkanische Prozesse im nördlichen Molassebecken zu erklären versuchte. Mehrere Vorkommen von Brockhorizonten in der Umgebung von St. Gallen beschrieb F. Hofmann (1973 und 1978): Funde ortsfremder Gesteinskomponenten sowie von Malmkalken mit Shatter-Cone-ähnlichen Strukturen wurden zunächst als Auswürflinge eines im Bodenseegebiet eingeschlagenen Himmelskörpers – zeitgleich mit dem Riesereignis – angesehen. Aufgrund neuer Forschungsergebnisse wiesen B. Hofmann & F. Hofmann (1992) später darauf hin, daß die Funde in der Schweiz ebenfalls als Auswürflinge des Riesereignisses (Auswurfweite etwa 180 km) gedeutet werden können. Für den bayerischen Bereich des Molassebeckens waren es in jüngerer Zeit vor allem Gall & Müller (1975), Scheuenpfug (1980), Schmidt-Kaler (1986) und Heissig (1986 und 1989a), welche detaillierte Arbeiten zum Vorkommen von Brockhorizonten publizierten. Die Annahme der Herkunft der ortsfremden Malmkalk-Komponenten aus den Sprengtrichtern des Nördlinger Rieses bzw. des Steinheimer Beckens hat sich in den vergangenen Jahren immer mehr durchgesetzt.

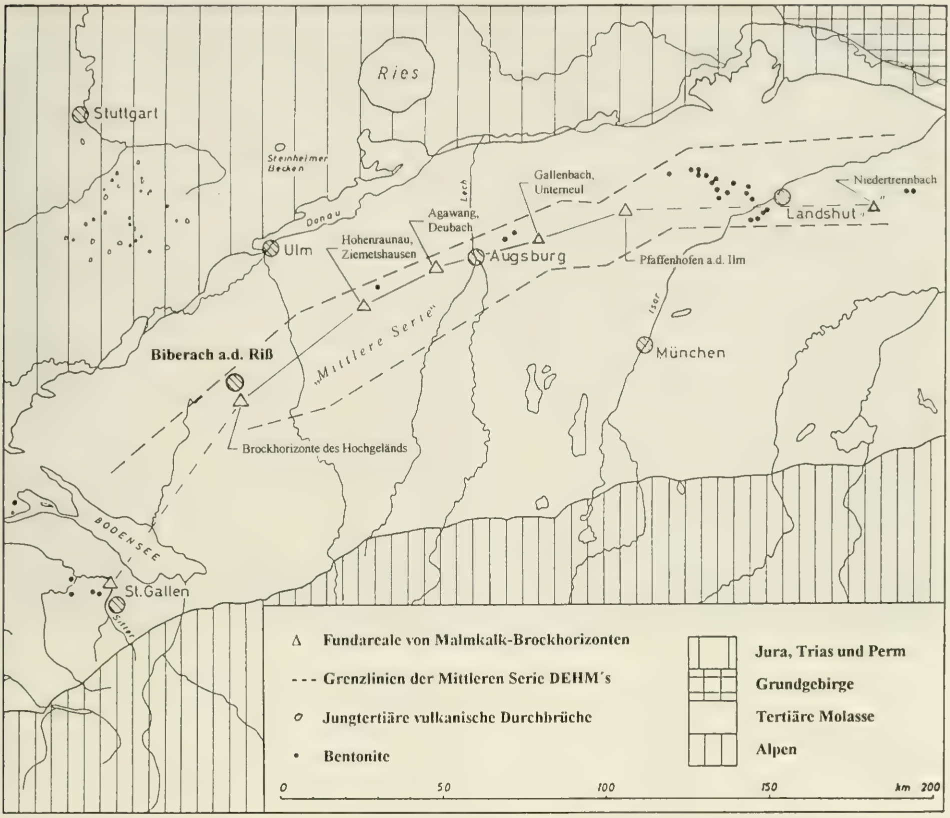

Ries
Stuttgart
Steinheimer Becken
Donau
Lech
Ulm
Hohenraunau, Ziemetshausen
Agawang, Deubach
Gallenbach, Unterneul
Augsburg
Landshut
Niedertrennbach
Pfaffenhofen a.d. Ilm
Isar
München
„Mittlere Serie"
Biberach a.d. Riß
Brockhorizonte des Hochgeländs
BODENSEE
St. Gallen
Sitter
△ Fundareale von Malmkalk-Brockhorizonten
- - - Grenzlinien der Mittleren Serie DEHM's
o Jungtertiäre vulkanische Durchbrüche
• Bentonite
Jura, Trias und Perm
Grundgebirge
Tertiäre Molasse
Alpen
0
50
100
150
km 200

Abb. 12. Karte zum Vorkommen von Malmkalk-Brockhorizonten im nördlichen Molassebecken einschließlich des neuen Fundgebietes in Baden-Württemberg (verändert nach HOFMANN 1973).

3.2.3. Brockhorizont-Fundstellen

Die neuen Vorkommen von Brockhorizonten wurden im Sommer 1996 vom Verfasser bei der Aufnahme geologischer Profile im Rahmen der Dissertation entdeckt. Das Fundareal liegt im Bereich des Hochgeländs, einer Hochfläche SSE' von Biberach a. d. Riß, welche durch die beiden Flußtäler der Riß im Westen und der Umlach im Osten begrenzt wird. An den Talflanken dieser Flüsse sowie in tief eingeschnittenen Bachtobeln des Hochgeländs finden sich Aufschlüsse tertiärer Schichtenfolgen, die aufgrund gut erhaltener Fossilreste (PROBST 1873 und 1879, GREGOR 1984, SACH in vorliegender Arbeit) eindeutig zur Oberen Süßwassermolasse gehören. Die bisher nachgewiesenen Malmkalk-Brockhorizonte des Hochgeländs sind im Wannenwaldtobel sowie in zwei Tobeln im Bereich der Oelhalde aufgeschlossen (siehe Abb. 13 und Abb. 2).

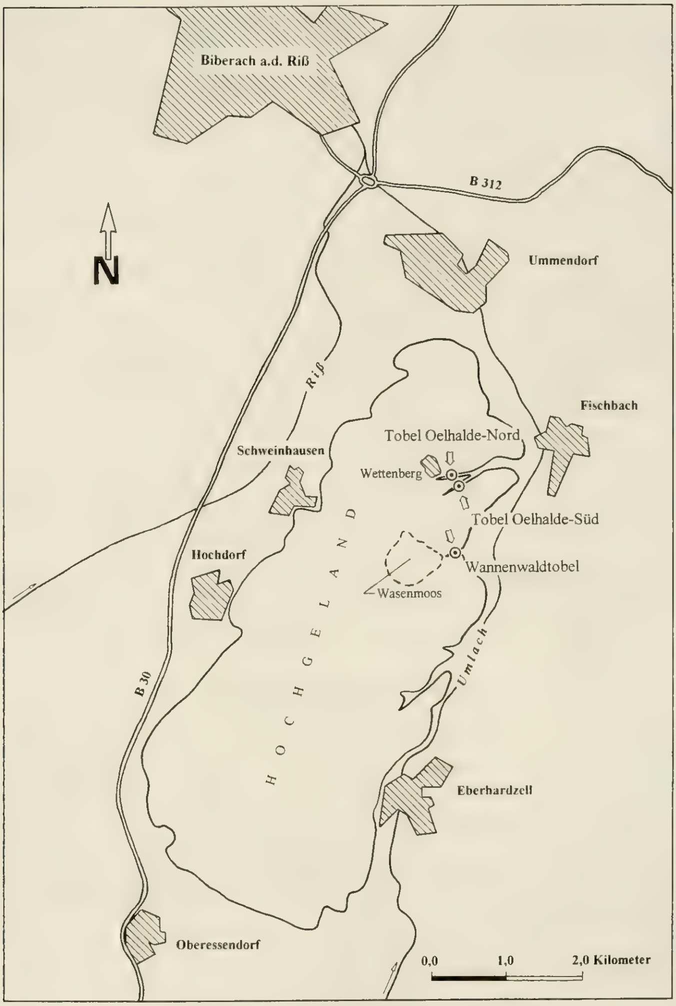

Biberach a.d. Riß
B 312
N
Ummendorf
Riß
Fischbach
Tobel Oelhalde-Nord
Schweinhausen
Wettenberg
Tobel Oelhalde-Süd
Hochdorf
Wannenwaldtobel
Wasenmoos
HOCHGELAND
Umlach
B 30
Eberhardzell
Oberessendorf
0,0
1,0
2,0 Kilometer

Abb. 13. Lageskizze der Brockhorizont-Fundstellen (mit Pfeilen gekennzeichnet) im Gebiet des Hochgeländs.

3.2.4. Beschreibung der Brockhorizonte

Die zwischen relativ monotonen Feinsandschüttungen eingelagerten Brockhorizonte (siehe Abb. 4, 14 und 19) stellen fluviatile Aufarbeitungslagen innerhalb der OSM dar. Sie enthalten zahlreiche kantige Malmkalkbrocken, die gemeinsam mit Ton- und Mergelgeröllen (Ø etwa 1–10 cm) sowie muskovitreichen Quarzsanden abgelagert wurden. Recht selten finden sich Fossilreste wie Gehäuse von eingeschwemmten Landschnecken, Säugetierzähne oder – meist abgerollte – Knochenfragmente von Wirbeltieren, welche das miozäne Alter der Ablagerungen erkennen lassen.

Häufig kommen in den Brockhorizonten helle Kalkknollen (Durchschnittsgröße etwa 1–5 cm) vor, die sich aber erst nach der Schüttung des Sedimentes konkretionär in Hohlräumen des Brockhorizontes gebildet haben. Die dafür notwendige Kalk-

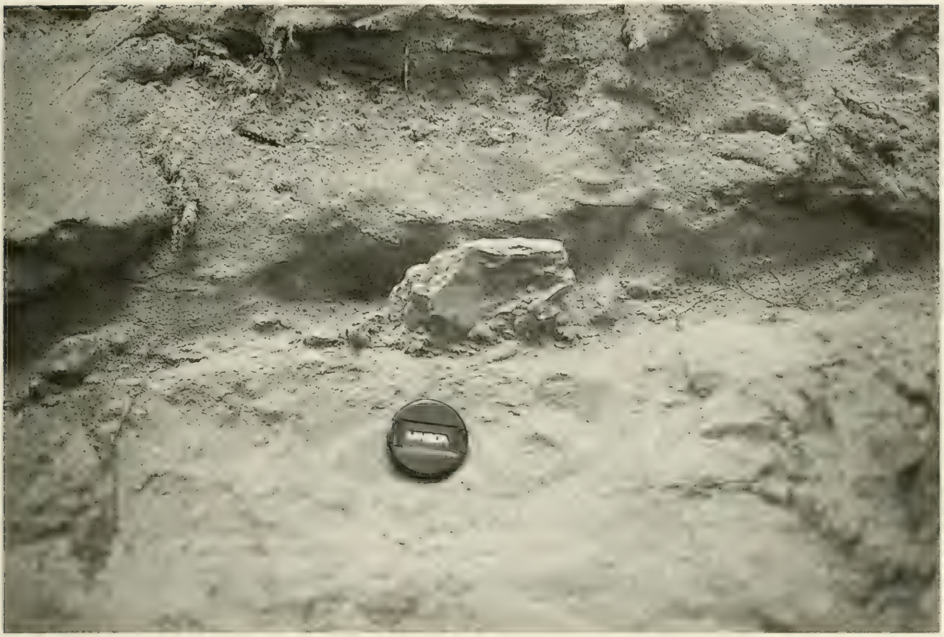


Abb. 14. Aufarbeitungslage mit scharfkantigem Malmkalkbrocken (Bildmitte) – Brockhorizont im Wannenwaldtobel. Maßstab: Ø etwa 5 cm.

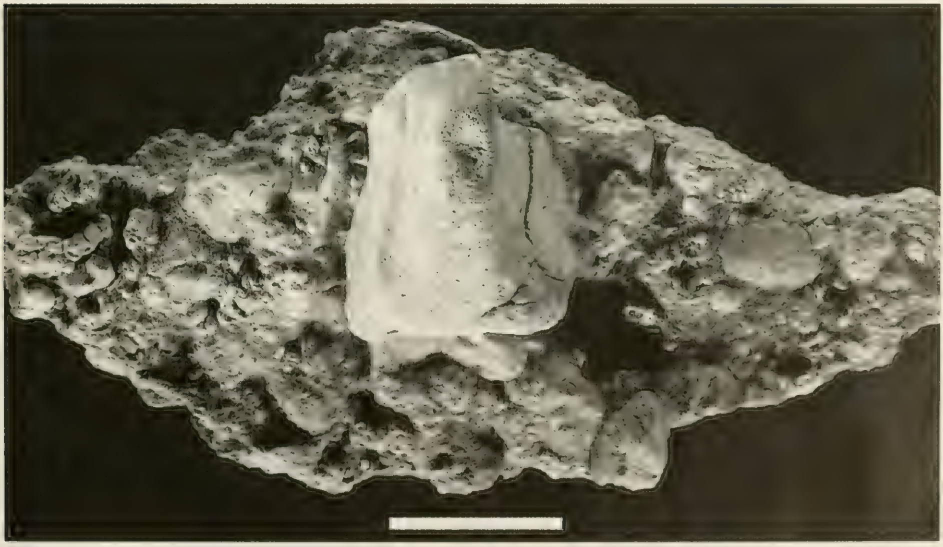


Abb. 15. Ein durch Kalkkonkretionen verfestigtes Schichtstück (Draufsicht), welches aus dem Brockhorizont des Wannenwaldtobels geborgen wurde. In der Bildmitte ist ein größerer Malmkalkbrocken ($Ø_{max.}$ etwa 8,5 cm) zu erkennen. Balkenlänge = 5 cm.

substanz wurde vermutlich von stratigraphisch höher liegenden Kalk- und Mergelschichten geliefert, möglicherweise auch durch die Verwitterung von Malmkalk-Auswürflingen. Im Gegensatz zu den harten und splittrigen Malmkalk-Komponenten lassen sich die Kalkkonkretionen leicht mit einem Messer schaben. In Bereichen mit hoher Konkretionsdichte sind die Brockhorizonte oft bankartig verfestigt (Abb. 15). Nur in wenigen Aufarbeitungslagen des Hochgeländs wurden bisher Weißjuragesteine gefunden. Die linsenförmigen Horizonte dieser Vorkommen weisen Mächtigkeiten bis maximal 40 cm auf. Innerhalb der Brockhorizonte ist fluviatile Schichtung erkennbar, mit gröberen Komponenten (Malmkalkbrocken und Mergelgerölle) an der Basis und nach oben abnehmender Korngröße. Bedingt durch die Aufschlußverhältnisse stammen die meisten der bisher aufgesammelten Kalkbrocken aus dem Brockhorizont des Wannenwaldtobels. Eine Lagerungsdichte von etwa 25–30 kg/m^2 konnte für diesen Bereich ermittelt werden.

3.2.5. Malmkalk-Komponenten

Die in den Brockhorizonten des Hochgeländs vorkommenden Malmkalkstücke zeigen eine feinkörnige bis dichte Matrix mit hell- bis rötlichbrauner Farbe auf frischer Bruchfläche. In der Grundmasse sind recht häufig makroskopische Fossilreste von Kalkschwämmen, Brachiopoden, Belemniten, Ammoniten und Echiniden eingeschlossen. Im Anschliff sind schwarze Mangandendriten auffällig, die entlang der zahlreichen Risse im Gestein abgeschieden wurden. Relativ häufig finden sich Brocken mit heller Verwitterungsrinde. Erhabene Kalzitadern an der Oberfläche eines Kalkstückes zeigen die Wirkung von Lösungsverwitterung. Der größte bisher aufgefundene Malmkalkbrocken stammt aus dem Wannenwaldtobel (Abb. 16). Er

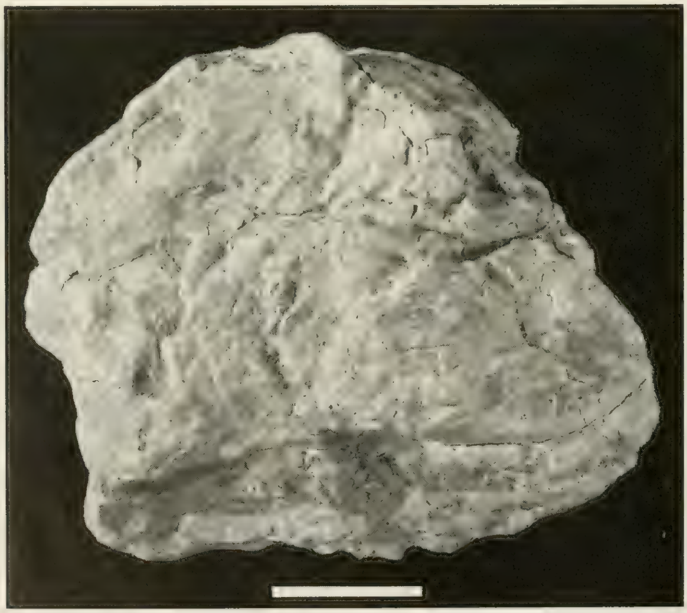


Abb. 16. Großer Malmkalkbrocken aus dem Brockhorizont des Wannenwaldtobels. Balkenlänge = 5 cm.

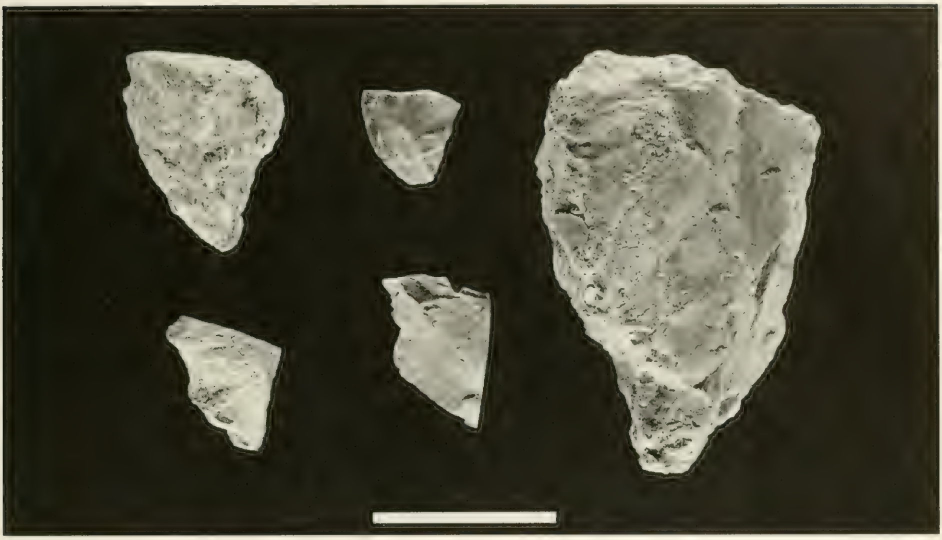


Abb. 17. Keilförmige Malmkalktrümmer unterschiedlicher Größe aus dem Brockhorizont des Wannenwaldtobels. Balkenlänge = 5 cm.

hat eine Größe von etwa 20 x 18 x 15 cm und ein Gewicht von 5400 Gramm. Man kann eine stärker gerundete und eine mehr kantig-höckerige Gesteinshälfte unterscheiden.

Die durchschnittliche Größe der Stücke aus dem Hochgeländ beträgt etwa 3–7 cm. Kleinste Gesteinstrümmer haben Durchmesser zwischen etwa 0,5–1,0 cm. Die aufgefundenen Malmkalke weisen Spuren starker mechanischer Beanspruchung auf:

a) extrem scharfkantiges Material
b) keilförmige und senkrecht zu Trennflächen ausgeschlagene Stücke (Abb. 17)
c) unebene Bruchflächen mit eckigen Ausbrüchen
d) zahlreiche Risse, welche die Kalke – infolge starker Zerrüttung – durchziehen
e) Malmfossilien (Belemniten, Brachiopoden) mit zahlreichen parallelen Bruchstrukturen.

Die Vermutung liegt nahe, sie deshalb als weit ausgeschleuderte Sprengtrümmer der Rieskatastrophe anzusehen. Von besonderer Bedeutung ist ein etwa 5,0 x 3,5 x 2,5 cm großer Malmkalkbrocken, der an seiner Oberfläche Shatter-Cone-ähnliche Strukturen zeigt (Abb. 18, links) und mit großer Wahrscheinlichkeit als Strahlenkalk anzusprechen ist (freundliche mündliche Mitteilung Prof. Dr. W. Reiff). Eine absolut gesicherte Identifizierung gelang bisher zwar nicht, da aufgrund der relativ starken Zurundung des Fundstückes ein Vergleich mit gut erhaltenen Strahlenkalken schwierig ist.

Ein angewitterter Strahlenkalk aus dem Steinheimer Becken weist aber große Ähnlichkeit mit dem beschriebenen Kalkbrocken auf (Abb. 18, rechts). Strahlenkalke bzw. Shatter-Cones wurden bisher nur im Zusammenhang mit Impakt-Strukturen gefunden.

Sämtliche Malmkalk-Komponenten lassen sich nach der Fazies und anhand von Fossilresten am ehesten dem Treuchtlinger Marmor (Malm Delta) bzw. Schwamm-

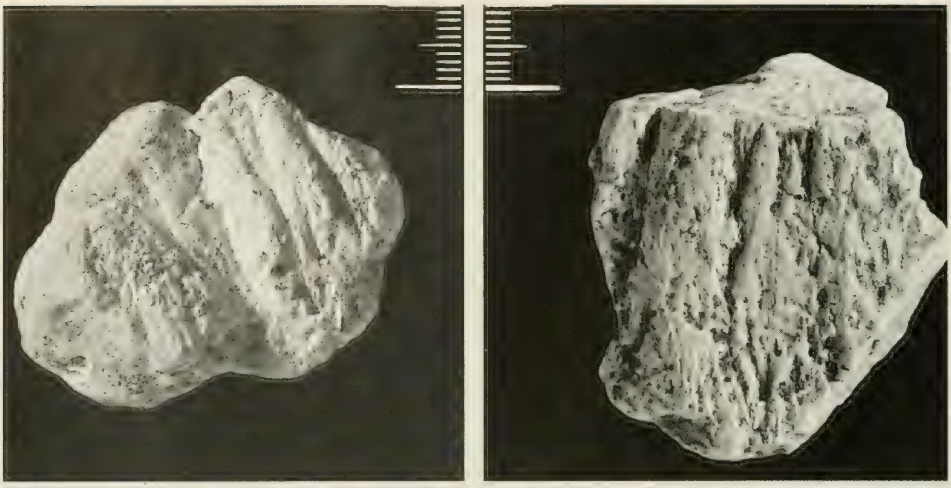


Abb. 18. Malmkalkbrocken mit Shatter-Cone-ähnlichen Strukturen aus dem unteren Brockhorizont des Tobels Oelhalde-Süd (links). Zum Vergleich ist rechts ein Strahlenkalk aus dem Steinheimer Becken mit ähnlichem Erhaltungszustand abgebildet. Maßstab jeweils mit mm-Einteilung.

riffkalken der schwäbisch-fränkischen Fazies (Malm Beta, Gamma und Delta) zuordnen. Im Gebiet des Nördlinger Rieses befanden sich diese Gesteine vor der Kraterbildung relativ nahe an der damaligen Landoberfläche (siehe SCHMIDT-KALER 1969).

Die Malmkalkstücke aus den Brockhorizonten des Hochgeländs können aufgrund des Zurundungsgrades wie folgt unterschieden werden:

a) scharfkantige Kalktrümmer ohne Anzeichen von Kantenzurundung; *selten*
b) schwach kantengerundete Kalktrümmer (z.T. auch nur auf einer Seite); *häufig*
c) stärker kantengerundete Kalkbrocken; *selten*
d) stark zugerundete Kalkbrocken; *sehr selten.*

Aufgrund dieser Befunde kann eine weite fluviatile Verfrachtung für den überwiegenden Anteil der Malmkalkbrocken ausgeschlossen werden. Unterschiede zeigen sich jedoch beim Vergleich der aufgesammelten Kalkstücke aus den verschiedenen Brockhorizonten. Die in der Schichtenfolge des Hochgeländs relativ hoch liegenden Brockhorizonte (Tobel Oelhalde-Süd: bei etwa 607 m ü.NN.; Tobel Oelhalde-Nord: bei etwa 608 m ü.NN.) enthalten Kalkbrocken, welche gegenüber den tiefer liegenden Vorkommen insgesamt stärkere Zurundung sowie geringere Größe aufweisen. Dies kann dadurch erklärt werden, daß die Gerölle der höheren Lagen öfters umgelagert wurden und somit den fluviatilen Prozessen länger ausgesetzt waren.

Im Wannenwaldtobel befindet sich etwa 6,5 m oberhalb des Brockhorizontes eine geringmächtige Kalkmergelschicht, aus welcher der Verfasser zahlreiche Fossilreste bergen konnte. Die Bearbeitung von Schlämmproben dieser Lage erbrachte miozäne Kleinsäugerreste, die für biostratigraphische Aussagen ausgewertet wurden. In beträchtlicher Anzahl fanden sich auch eckige Malmkalksplitter (Ø maximal etwa 1,0 cm), außerdem Mikrofossilien wie Reste von Schwammnadeln, Echiniden und Korallen. Konzentrisch aufgebaute Bohnerzkörner (Ø etwa 0,05–0,5 cm) sowie metallische und glasige Partikel ergänzen das Vorkommen fremdartiger Komponenten. Aufgrund dieser Befunde kann die Kalkmergelschicht im Wannenwaldtobel noch in den stratigraphischen Bereich der Brockhorizonte gestellt werden, wobei die fremdartigen Komponenten als Feinfraktion umgelagerter Auswürflinge anzusehen sind.

3.2.6. Zur Entstehung der Brockhorizonte

Der durch den Meteoriteneinschlag im Nördlinger Ries ausgesprengte Gesteinsschutt bedeckte unmittelbar nach der Katastrophe weite Gebiete der ehemaligen Landoberfläche rund um den Einschlagskrater. Diese Schuttdecke reichte wahrscheinlich noch bis in Regionen, die über 100 km vom Kraterzentrum entfernt waren. Die tertiäre Schichtenfolge des Hochgelände ist aus der Sedimentfracht großer Flußsysteme aufgebaut, die zur Zeit der OSM und ungefähr zur Zeit des Riesereignisses abgelagert wurde. Infolge unterschiedlicher Wasserstände und Abflußgeschwindigkeiten arbeitet ein Fluß an seinen Prallhängen neues Material der Landoberfläche auf, welches ein ständiges Wandern der Flußläufe hervorruft. So wurden durch laterale Flußversetzung bereits abgesetzte Schichten wieder aufgearbeitet und auf diese Weise eine Frachtsonderung mit Anreicherung der Brockhorizont-Komponenten erreicht. Die Kantenzurundung der Kalkbrocken läßt die unterschiedlich langen Transportwege der Gerölle im Fluß erkennen. Scharfkantige Malmkalke weisen auf eine sehr geringe fluviatile Umlagerung hin, stark abgerollte Stücke auf weitere Verfrachtung. Einige Kalkbrocken mit dichter Grundmasse zeigen um den frischen Kern eine helle Verwitterungsrinde. Es handelt sich hierbei um ausgeworfenes Material, das vor der fluviatilen Aufarbeitung über längere Zeit noch an der ehemaligen Landoberfläche gelegen haben muß, wo es den Atmosphärilien ausgesetzt war.

3.3. Regionale Schichtenabfolge und Lithostratigraphie

Räumlich gesehen können die untersuchten OSM-Fundstellen im Landkreis Biberach a. d. Riß den Aufschlußgebieten Hochgeländ, Ochsenhausen, Edelbeuren und Weihungtal zugeordnet werden. Die geologischen Teilprofile zeigt die Abb. 19; hier sind auch die Aufschlußverhältnisse der Fundstelle Heggbach (nach PROBST 1883) eingezeichnet.

Die früheste Beschreibung über die tertiäre Schichtenfolge des Hochgeländs publizierte PROBST (1873). Anhand von Fossilfunden, die PROBST in damals vorhandenen Aufschlüssen der Tobelwände gemacht hatte, erkannte er bereits das miozäne Alter dieser Ablagerungen. Mit den in jüngster Zeit entdeckten Malmkalk-Brockhorizonten wurden nun erstmalig lithostratigraphische Bezugshorizonte innerhalb der relativ eintönigen Schichtenfolge der OSM in Oberschwaben gefunden. Im Bereich des Hochgeländs konnten drei Teilprofile der Tobel mit Brockhorizonten korreliert werden. Je nach der stratigraphischen Position bezüglich der Basisschichten des Brockhorizont-Bereiches (Höhenniveau etwa 603,5 m bis 605,0 m ü. NN.) lassen sich prä- und postriesische Sedimente bzw. Fundschichten unterscheiden. Das Alter der Malmkalk-Brockhorizonte kann ungefähr mit dem Ereignis des Ries-Impaktes im Mittelmiozän vor etwa 15 Millionen Jahren (Spaltspuren-Alter von Riesgläsern: 14,6 ± 0,6 Mio. Jahre nach STORZER & GENTNER 1970; ^{40}Ar-^{39}Ar-Datierung: 15,1 ± 0,1 Mio. Jahre nach STAUDACHER et al. 1982) gleichgesetzt werden. Im geologischen Sinne sind sie nur unwesentlich jünger, wobei die Basisschichten des Brockhorizont-

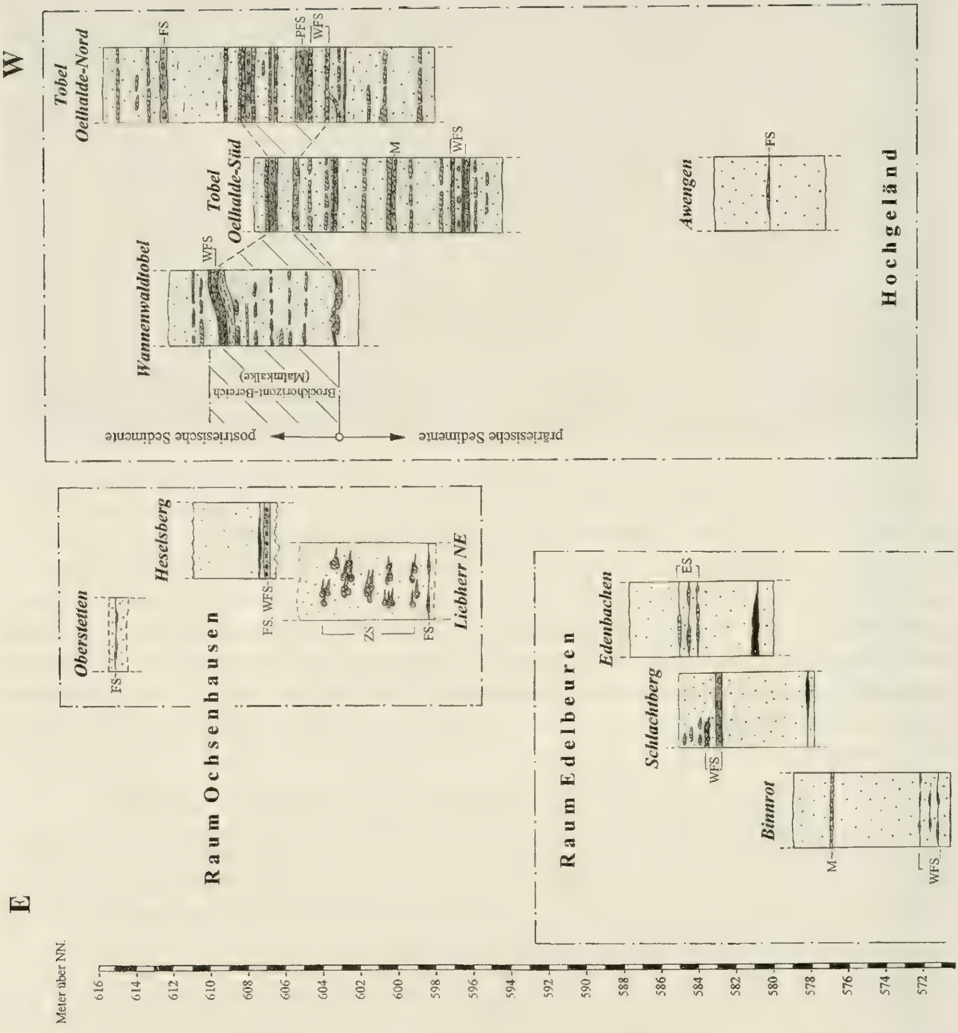

W
E
Tobel Oelhalde-Nord
FS
PFS
WFS
Tobel Oelhalde-Süd
M
WFS
Wannenwaldtobel
WFS
Brockhorizont-Bereich
(Malmkalke)
postriesische Sedimente
präriesische Sedimente
Awengen
FS
Hochgeländ
Heselsberg
Oberstetten
FS
Raum Ochsenhausen
FS. WFS
ZS
FS
Liebherr NE
Raum Edelbeuren
Edenbachen
ES
Schlachtberg
WFS
Binnrot
M
WFS
Meter über NN.
616
614
612
610
608
606
604
602
600
598
596
594
592
590
588
586
584
582
580
578
576
574
572

Abb. 19. Lithostratigraphie der OSM im Landkreis Biberach a. d. Riß.
Profilaufnahmen: V. J. Sach 1996/1997; Heggbach nach Probst (1883). Zur Feinstratigraphie der einzelnen Aufschlüsse siehe auch Kap. 2.

Bereiches zeitlich am besten mit dem Riesereignis übereinstimmen. Unter- und oberhalb des Brockhorizont-Bereiches finden sich zwar weitere Aufarbeitungslagen, die jedoch keine Malmkalk-Komponenten enthalten. Eine lithostratigraphische Korrelation der Brockhorizonte mit entsprechenden Vorkommen außerhalb von Baden-Württemberg ist möglich. So kann der Brockhorizont-Bereich des Hochgeländs mit den Brockhorizonten im bayerischen Teil des Molassebeckens korreliert werden, die nach Unger (1989) der Lithozone L2 und nach Doppler (1989) – im

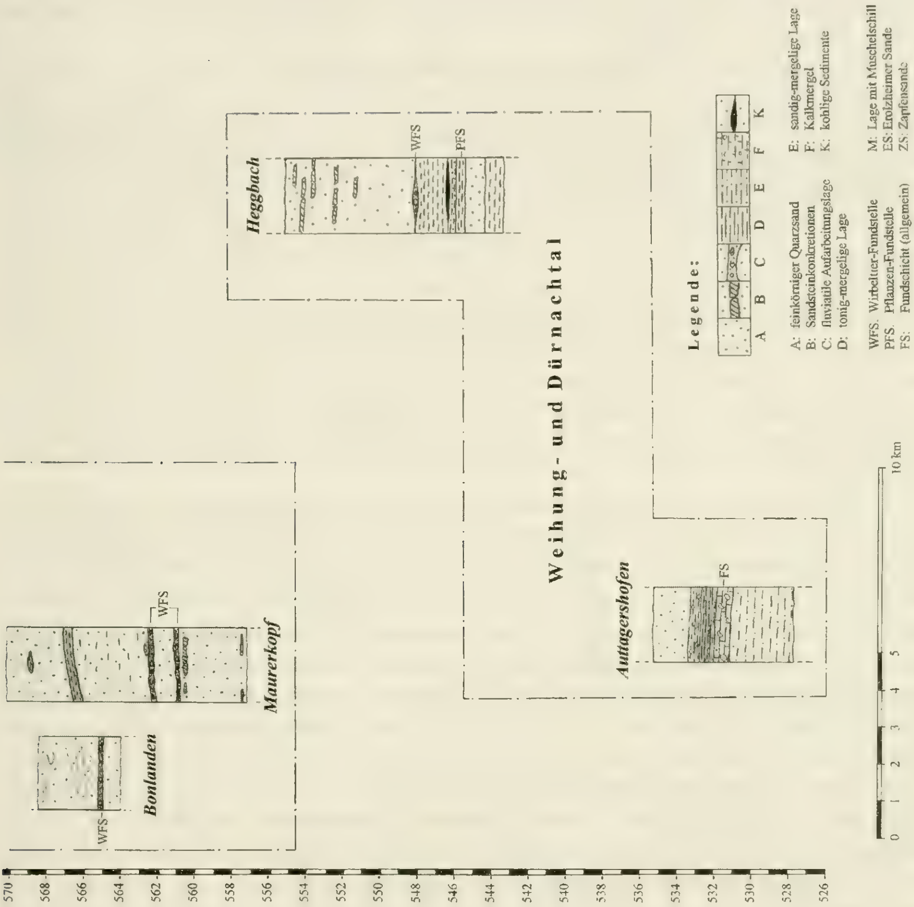

Heggbach
WFS
PFS
Weihung- und Dürnachtal
Legende:
A B C D E F K
A: feinkörniger Quarzsand
B: Sandsteinkonkretionen
C: fluviatile Aufarbeitungslage
D: tonig-mergelige Lage
E: sandig-mergelige Lage
F: Kalkmergel
K: kohlige Sedimente
WFS: Wirbeltier-Fundstelle
PFS: Pflanzen-Fundstelle
FS: Fundschicht (allgemein)
M: Lage mit Muschelschill
ES: Erolzheimer Sande
ZS: Zapfensande
Maurerkopf
WFS
Bonlanden
WFS
Auttagershofen
FS
0 1 2 3 4 5 10 km
570 568 566 564 562 560 558 556 554 552 550 548 546 544 542 540 538 536 534 532 530 528 526

Abb. 19. (Fortsetzung)

Bereich von Bayerisch-Schwaben – der Fluviatilen Unteren Serie (OSM-UF) angehören.

In der Ochsenhausener Gegend zeigen die OSM-Aufschlüsse fast ausschließlich monotone Feinsandabfolgen. Nur recht selten sind gröbere Horizonte wie Aufarbeitungslagen, darunter Erolzheimer Sande (Vorkommen am Heselsberg bei etwa 607 m ü.NN.), eingelagert. Im Bereich des Aufschlusses Liebherr NE finden sich zahlreiche zapfen- und blumenkohlartige Sandsteinkonkretionen, die sich in Feinsanden bei einer Höhe von rund 600 m ü.NN. gebildet haben. Ob die OSM-Sedimente des Ochsenhausener Raumes prä- oder postriesisch abgelagert wurden, kann allein über die geographische Position und die Höhenlagen bezüglich der Brockhorizonte (Hochgeländ) nicht geklärt werden. Anhand der wenigen bisher vorliegenden Säugetierreste aus dieser Gegend können hierzu auch keine biostratigraphischen Aussagen gemacht werden.

In der Umgebung von Edelbeuren liegen die untersuchten OSM-Aufschlüsse im Höhenbereich zwischen etwa 557 m und 588 m ü.NN. Den Feinsandhorizonten sind bis zu 1,0 m mächtige Aufarbeitungslagen zwischengeschaltet, die zahlreiche kleine Konkretionen („Sandstein-Knöllchen") sowie Wirbeltierreste enthalten (vor allem an den Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf und -Schlachtberg). Im Aufschluß bei Edenbachen finden sich linsenartige Feinkies-Anreicherungen (Erolzheimer Sande) bei einer Höhe von etwa 584 m ü.NN., also etwa 23 m unterhalb der entsprechenden Ablagerungen im Raum Ochsenhausen. Im Höhenniveau bei etwa 580 m ü.NN. kommen kohlige Sedimente vor, die bis zu 0,5 m mächtig sind. Aufgrund der geographischen Position (ENE' des Hochgeländs, Richtung also etwa parallel zum Verlauf der Mittleren Serie Dehm's) und der Höhenlagen bezüglich der Brockhorizonte lassen sich die bearbeiteten Aufschlüsse im Raum Edelbeuren recht wahrscheinlich in den präriesischen Bereich der OSM einordnen (siehe auch Kap. 5.2. und 6.).

Die Schichtenabfolge der Fundstelle Heggbach (Dürnachtal) kann aufgrund des topographischen Höhenbereiches (von etwa 543 m bis 555 m ü.NN.) sowie der geographischen Position bezüglich des Hochgeländs (Heggbach liegt etwa 12 km NNE' der Brockhorizont-Vorkommen) eindeutig dem präriesischen Bereich der OSM zugewiesen werden. Dies gilt auch für den stratigraphisch noch tiefer liegenden OSM-Aufschluß Auttagershofen (Höhenbereich etwa 528 m bis 535 m ü.NN.). Auffällig ist, daß die in den stratigraphisch höher liegenden Aufschlußgebieten dominanten Feinsande bei Heggbach und Auttagershofen zum Liegenden hin in relativ mächtige Mergelhorizonte übergehen.

Für das Gebiet Walpertshofen/Heggbach wurde der volkstümliche Begriff „Albstein" von Probst (1868) erstmals geologisch angewandt und beschrieben (vgl. auch Zöbelein 1985). Der durch Lemcke et al. (1953) zur SBM gestellte Albstein wird als Grenzhorizont am Übergang zur OSM angesehen. Einem Supplement-Band der Württembergischen Jahrbücher (Höhenbestimmungen und Notizen für das Atlasblatt Laupheim; Regelmann et al. 1877: 96, 102) können Höhenangaben zu den Albstein-Vorkommen NE' von Biberach entnommen werden: etwa 536 m ü.NN. bei Walpertshausen und etwa 543 m ü.NN. bei Heggbach. Ablagerungen der OMM, die Baltringer Schichten, treten in der näheren Umgebung dieser Vorkommen ebenfalls zutage. Demzufolge kann die OSM-Untergrenze nur in geringer Teufe unterhalb der Basis des Aufschlusses Heggbach liegen. Berücksichtigt man das allgemeine Streichen (NE-SW) und Einfallen (nach SE) der betreffenden Schichten, so kann auch für die Ablagerungen von Auttagershofen eine Lage nahe an der Basis der OSM angenommen werden.

4. Systematischer Teil

4.1. Ordnung Insectivora Bowdich 1821

Familie Erinaceidae Bonaparte 1838
Unterfamilie Echinosoricinae Cabrera 1925

Genus *Galerix* Pomel 1848

An den meisten miozänen Säugetier-Fundstellen Mittel- und Westeuropas ist *Galerix* (Haarigel) ein recht häufiger Vertreter der Insektivoren-Fauna. Die Gattung wird in diesem Raum hauptsächlich durch die stratigraphisch aufeinander folgenden Arten *G. symeonidisi*, *G. exilis* und *G. socialis* repräsentiert. Die Verbreitung der rezenten Haarigel ist auf Südostasien beschränkt.

Galerix aff. *symeonidisi* Doukas 1983

Taf. 1, Fig. 1–4

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46515; 6 Einzelzähne, 2 unbezahnte Unterkiefer-Fragmente)

P_2 dext.	keine Maße	P^3-Fragm. dext.	>1,55x > 1,68
M_1 dext.	3,31x1,87	M^1 sin.	2,75x3,13
Mand.-Fragm. sin.	(unbezahnt)	M^2 dext.	2,21x2,93
Mand.-Fragm. dext.	(unbezahnt)	M^2 dext.	2,09x2,67

Kennzeichnend für *Galerix symeonidisi* sind die beiden Innenhügel am P^3, welche sonst nur bei der Art *G. socialis* vorkommen. Gegenüber *G. exilis* und *G. socialis* unterscheidet sich *G. symeonidisi* durch die im allgemeinen geringeren Dimensionen (Ziegler & Fahlbusch 1986).

Das P^3-Fragment vom Maurerkopf zeigt zwei deutliche Innenhügel; der vordere Innenhügel (Protoconus) ist etwas abgekaut. An den vorliegenden M^1 und M^2 ist der Hinterarm des Protoconus stets mit dem Hypoconus verbunden. Der M^1 und einer der beiden M^2 weisen zusätzlich eine Verbindung zwischen Protoconus-Hinterarm und Metaconulus auf; diese kommt am M^1 von *G. symeonidisi* allerdings selten vor. Der vordere Labialarm des Metaconulus verläuft an beiden M^2 transversal und reicht bis zum lingualen Abhang des Metaconus. Ein M^2 zeigt einen sehr kurzen Metaconulus-Hinterarm, der noch vor der Basis des Metaconus endet. Am anderen M^2 ist der Hinterarm des Metaconulus länger – er zieht nach posterolabial zum Metastyl.

Der P^3 mit den zwei Innenhügeln ist zwar typisch für *G. symeonidisi*, doch sind die Dimensionen der vorliegenden *Galerix*-Zähne für diese Art zu groß. Die metrischen Werte liegen innerhalb des Größenbereiches von *G. exilis* der Fundstelle Steinberg im Nördlinger Ries (MN 6) und stimmen auch mit *G.* aff. *exilis* von Puttenhausen (MN 5) gut überein (Ziegler 1983, Ziegler & Fahlbusch 1986). Anhand der morphometrischen Daten muß das Zahnmaterial vom Maurerkopf der von Ziegler & Fahlbusch (1986) beschriebenen Übergangspopulation *G. symeonidisi-exilis* zugeordnet werden. Die Bestimmung wird als *Galerix* aff. *symeonidisi* vorgenommen.

Zwei unbezahnte Unterkiefer-Fragmente (mit M_2- und M_3-Alveolen) vom Maurerkopf sind nicht spezifisch bestimmbar. Da sie aber größenmäßig gut mit den Zähnen von *G.* aff. *symeonidisi* zusammenpassen, werden sie ebenfalls in dieses Taxon eingeordnet.

Galerix aff. *exilis* (Blainville 1840)

Taf. 1, Fig. 5–9

Fundstelle: Wannenwaldtobel 2

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46516; 7 Einzelzähne)

P_4 sin.	2,15x1,14	M_2 dext.	2,54x1,53
M_1 dext.	2,94x1,82	P^3 sin.	1,86x1,43
M_1 dext.	3,05x1,78	P^4-Fragm. dext.	>2,01x2,11
M_2 sin.	2,66x1,71		

Der vorliegende P_4 zeigt ein relativ hohes und spitzes Protoconid. Die Metaconid-Spitze ist vollständig vom Protoconid abgegliedert und erreicht nahezu dessen Höhe. Das Paraconid des Zahnes ist niedrig, das Talonid kurz. Morphologisch stimmt der P_4 vom Wannenwaldtobel weitgehend mit den entsprechenden Zähnen von *Galerix exilis* von der Typus-Fundstelle Sansan (Baudelot 1972, Engesser 1972) überein. Gegenüber dem P^3-Fragment vom Maurerkopf weist der P^3 vom Wannenwaldtobel nur einen Innenhügel (Protoconus) auf. Dieses Merkmal ist für die Art *G. exilis* charakteristisch. Die unteren Molaren von *G. exilis* und *G. symeonidisi* sind morphologisch nicht zu unterscheiden. Eine Unterscheidung über die Größe ist nur bei statistisch ausreichendem Material möglich, wie es die wenigen M_{1-2} vom Maurerkopf und vom Wannenwaldtobel nicht zulassen.

Die Maße der vorliegenden Zähne liegen, wie die der *Galerix*-Zähne vom Maurerkopf, in der Größenordnung von *G. exilis* der Fundstelle Steinberg (süddeutsche Vergleichspopulation, Ziegler 1983) sowie von *G.* aff. *exilis* aus Puttenhausen; gegenüber *G. exilis* von Sansan sind sie etwas kleiner.

Aufgrund der Ausbildung des P_4 und des P^3 sowie der Größe der Zähne vom Wannenwaldtobel ist die Bestimmung *Galerix* aff. *exilis* vertretbar. Für eine sichere Artzuordnung sind jedoch mehr Funde – vor allem P^3 sowie Unterkiefer mit P_2 bis P_4 – erforderlich.

Unterfamilie Erinaceinae Gill 1872

Genus *Mioechinus* Butler 1948 vel Genus *Amphechinus* Aymard 1849

Mioechinus sp. vel *Amphechinus* sp.

Taf. 1, Fig. 10

Fundstellen: Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46518; 1 Zahnfragment)
M_1-Fragm. sin. >3,80x2,93
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46517; 1 Einzelzahn)
M^1 dext. 4,75x5,72

Die echten Igel sind bisher nur durch ein M_1-Bruchstück (abgeschätzte Länge des kompletten Zahnes: etwa 5 mm) vom Wannenwaldtobel und einen oberen Molar von Edelbeuren belegt, welche morphometrisch in den Formenkreis der Gattungen *Mioechinus* und *Amphechinus* zu stellen sind.

Der M^1 vom Maurerkopf ist relativ groß, wobei die Maße etwas über denen von *Amphechinus ginsburgi* aus Sansan liegen (Baudelot 1972). Er zeigt einen schwach ausgebildeten Metaconulus. Nach Engesser (1980) weisen die M^1 von *Mioechinus* meist einen deutlichen Metaconulus auf, der bei *Amphechinus* reduziert ist. Da aber die beiden in Frage kommenden Gattungen bezüglich dieses Merkmals nicht eindeutig zu trennen sind (sie lassen sich nur anhand craniologischer Merkmale sicher unterscheiden; Ziegler 1990), wird von einer näheren Zuordnung abgesehen.

Familie Soricidae Gray 1821

Soriciden können anhand von Einzelzähnen oder gar Zahnfragmenten nur sehr schwierig genauer identifiziert werden. Für eine nähere Bestimmung sind vor allem Merkmale des Unterkiefers (Position des Foramen mentale, Ausbildung der Condylus-Gelenkfläche), die Form des P_4 sowie die Anzahl der Antemolaren (Zähne zwischen J_2 und M_1) wichtig. Teilweise sind auch Gestalt und Größe der Schneidezähne charakteristisch.

Genus *Miosorex* Kretzoi 1959

Miosorex sp.

Taf. 2, Fig. 1

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46519; 1 Einzelzahn)
I sup. sin. 1,12x1,26(LxH)

Der einzelne obere Inzisiv vom Maurerkopf zeigt sowohl metrisch als auch morphologisch so gute Übereinstimmung mit einem Fundstück von *Miosorex grivensis* aus La Grive (Engesser 1972: 64, Abb. 12b), daß zumindest die Zugehörigkeit zur Gattung *Miosorex* sehr wahrscheinlich ist.

Soricidae div. indet.

Taf. 2, Fig. 2–3

Fundstellen: Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46520; 10 Zahnfragmente)

I-Fragm. sup.	keine Maße	M^2-Fragm. sin.	1,14x > 1,39
I-Fragm. sup. dext.	keine Maße	M^2-Fragm. dext.	1,14x–
M^1-Fragm. sin.	1,23x–	$M^{1/2}$-Fragm. dext.	keine Maße
M^1-Fragm. sin.	1,25x–	M^3-Fragm. sin.	0,63x > 0,97
M^1-Fragm. dext.	1,29x > 1,58	M^3-Fragm. dext.	0,76x > 1,15

Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46519; 1 Einzelzahn)
M^2 sin. 1,16x1,65

Solange keine weiteren Fundstücke vorliegen, können die Zahnfragmente vom Wannenwaldtobel sowie der einzelne Oberkieferzahn von Edelbeuren-Maurerkopf mangels charakteristischer Merkmale nur zur Familie Soricidae gestellt werden. Heterosoricinae, die von manchen Autoren als eigene Familie angesehen werden, sind schon aufgrund der Größe sicher auszuschließen.

Bei den Resten aus dem Wannenwaldtobel fällt auf, daß nur Fragmente von Oberkieferzähnen vorhanden sind. Die unterschiedlichen Dimensionen der beiden M^3 sowie die voneinander abweichende Gestalt der oberen Inzisiven zeigen, daß an dieser Fundstelle mindestens zwei Soriciden-Arten vorkommen.

Familie Dimylidae SCHLOSSER 1887

Die Dimyliden sind eine ausgestorbene Kleinsäuger-Familie, deren systematische Stellung innerhalb der Insektivoren umstritten ist. Sie nehmen eine vermittelnde Position zwischen Soriciden und Talpiden ein (SCHMIDT-KITTLER 1973) – früher wurden sie in die Nähe der Erinaceiden gestellt. An den Säugetier-Fundstellen der OSM Süddeutschlands sind die Dimyliden meist nur sehr spärlich belegt.

Genus *Plesiodimylus* GAILLARD 1897

Plesiodimylus sp.

Taf. 2, Fig. 9

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46521; 1 Einzelzahn)
P_1 dext. 1,73x1,02

Der vorliegende untere Prämolar stellt den bisher einzigen Dimyliden-Nachweis aus der Biberacher Gegend dar. Er ist zweiwurzelig (erhaltener Teil der distalen Wurzel ist schräg rückwärts gerichtet) und zeigt einen länglich-ovalen Umriß, wobei die Hinterkante des Zahnes leicht schräg gestellt ist. Der Haupthöcker liegt in der Mitte der vorderen Zahnhälfte. Ein kleiner Nebenhöcker befindet sich kurz vor dem hinteren Zahnrand. Größenmäßig stimmt der P_1 gut mit den entsprechenden Zähnen von *Plesiodimylus bavaricus* aus Maßendorf in Niederbayern überein (SCHÖTZ 1985: 105). Gegenüber diesen Zähnen läßt sich an dem P_1 vom Maurerkopf jedoch kein Innen- bzw. Außencingulum erkennen. Das Fundstück kann wegen der relativ schlechten Erhaltung (lingualer Zahnrand teilweise beschädigt) nur als *Plesiodimylus* sp. angesprochen werden.

Familie Talpidae GRAY 1825

Die von den Fundstellen Wannenwaldtobel und Edelbeuren-Maurerkopf stammenden Talpidenreste gehören zu den selteneren Fundstücken innerhalb dieser Kleinsäuger-Faunen. Einzelne Molaren sind schwierig zu bestimmen, da in der Systematik dieser Familie das Vordergebiß sehr wichtig ist.

Genus *Proscapanus* GAILLARD 1899

Proscapanus cf. *sansaniensis* (LARTET 1851)

Taf. 2, Fig. 4

Fundstelle: Wannenwaldtobel 2

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46522; 2 Einzelzähne)

M^2 dext. > 2,08x2,65
M^2 dext. 2,36x2,32

An den vorliegenden M^2 bilden die von Paraconus und Metaconus ausgehenden Cristae ein nahezu symmetrisches W; der Protoconus ist recht unscheinbar. Die Mesostylspaltung ist an beiden Zähnen relativ stark, wie sie für *Proscapanus sansaniensis* (locus typicus: Sansan) charakteristisch ist. Gegenüber dieser Art zeichnet sich *Pr. intercedens* (locus typicus: Petersbuch 2) durch das nur oberflächlich gespaltene Mesostyl an den oberen Molaren und durch geringere Dimensionen aus (ZIEGLER 1985, ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986).

Morphologisch und metrisch passen die M^2 vom Wannenwaldtobel gut zur Population von *Pr. sansaniensis* der Lokalität Steinberg im Nördlinger Ries (ZIEGLER 1985). Das sehr dürftige Material erlaubt allerdings keine sichere Artzuordnung, so daß die Zähne als *Proscapanus* cf. *sansaniensis* bestimmt werden.

Talpidae indet.

Taf. 2, Fig. 5–6

Fundstellen: Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46523; 1 Zahnfragment)
$M^{2/3}$-Fragm. sin. > 1,48x1,90
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46524; 1 Einzelzahn, 2 unbezahnte Unterkiefer-Fragmente)
$P_{3/4}$ sin. 1,00x0,59
Mand.-Fragm. sin. (unbezahnt)
Mand.-Fragm. dext. (unbezahnt)

Das $M^{2/3}$-Fragment vom Wannenwaldtobel gehört zu einer gegenüber *Proscapanus sansaniensis* kleineren Talpidenart. Die Größe dieses Fundstückes stimmt etwa mit den Dimensionen von *Talpa minuta* aus Sansan (BAUDELOT 1972: 143) überein. Wegen der fragmentarischen Erhaltung des Zahnes wird aber von einer näheren Bestimmung abgesehen. Entsprechendes gilt auch für die drei Talpidenreste von der Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf.

4.2. Ordnung Chiroptera BLUMENBACH 1799

Familie Vespertilionidae GRAY 1821

Genus *Myotis* KAUP 1829

Myotis sp.

Taf. 2, Fig. 7

Fundstelle: Wannenwaldtobel 2

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46525; 1 Unterkiefer-Fragment mit 1 Zahn)
Mand.-Fragm. dext. mit M_3 1,17x0,90

Ein kleines Unterkiefer-Fragment mit M_3 belegt das Vorkommen eines Vespertilioniden in der Fauna vom Wannenwaldtobel. Der Bau des vorliegenden Zahnes zeigt gute Übereinstimmung mit der Gattung *Myotis* (Mausohr-Fledermaus): myotodonter Postcristid-Verlauf; gekerbtes Para- und Protolophid. Größenmäßig liegt der M_3 zwischen *Myotis murinoides* von Sansan (BAUDELOT 1972) und *Myotis* aff.

antiquus von Stubersheim 3 (Ziegler 1994). Anhand des einzelnen Unterkieferzahnes kann jedoch keine Artbestimmung vorgenommen werden.

4.3. Ordnung Rodentia Bowdich 1821

Familie Sciuridae Gray 1821

Anhand der Sciuriden-Reste vom Wannenwaldtobel sind zwei Gattungen belegt, die sowohl Erdhörnchen (*Heteroxerus*) als auch Flughörnchen (*Miopetaurista*) repräsentieren. Zwei weitere Lokalitäten haben bislang nur Fundstücke geliefert, die keine generische Zuordnung ermöglichen.

Genus *Heteroxerus* Stehlin & Schaub 1951

Heteroxerus aff. *rubricati* Crusafont et al. 1955

Taf. 3, Fig. 1–9

Fundstelle: Wannenwaldtobel 2

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46526; 9 Einzelzähne)

P_4 dext.	1,41x1,36	$M^{1/2}$ sin	1,57x1,91
$M_{1/2}$ dext.	1,84x1,75	$M^{1/2}$ dext.	1,58x2,03
M_3 dext.	1,83x1,32	$M^{1/2}$ dext.	1,58x2,09
D^4 sin.	1,45x1,51	M^3 dext.	1,47x1,59
P^4 dext.	1,38x1,71		

Der P_4 besitzt ein kräftig ausgebildetes Hypoconid; Proto- und Metaconid sind ebenfalls gut entwickelt. Das Posterolophid ist mit dem Hinterabhang des Entoconids verbunden. M_1 und M_2 (sowie M^1 und M^2) sind als Einzelzähne nicht unterscheidbar. Am vorliegenden $M_{1/2}$ ist das Entolophid mit dem Posterolophid (bzw. Hypoconulid) verbunden. Das Entolophid des M_3 ist kurz und endet frei. Die Trigonid-Hinterkante (Metalophid) des $M_{1/2}$ und M_3 ist nicht unterbrochen. Aufgrund des sehr ähnlichen Erhaltungszustandes gehören die beiden unteren Molaren wahrscheinlich zu einem Individuum.

Die vorliegenden D^4, P^4 und $M^{1/2}$ sind dreiwurzelig und zeigen einen markanten Hypoconus (Gattungsmerkmal) sowie einen relativ kräftigen Metaloph. Der Metaconulus fehlt nur am P^4, ansonsten ist er an allen Oberkieferzähnen ausgebildet. Meist ist der Metaconulus mit dem Posteroloph verbunden, nur an einem $M^{1/2}$ ist dies nicht der Fall. An dem D^4 zieht ein schmaler Grat vom Metaconulus bis zum Labialabhang des Protoconus. Bedingt durch den nicht bis zur Lingualseite reichenden Metaloph weisen alle Oberkieferzähne – mit Ausnahme des D^4 – eine hakenförmig gekrümmte Mittelsynklinale auf, die für die Gattung *Heteroxerus* kennzeichnend ist.

Die metrischen Werte der *Heteroxerus*-Zähne vom Wannenwaldtobel liegen im Größenbereich von *H. rubricati* und von *H. huerzeleri*; gegenüber der Art *H. grivensis* haben die vorliegenden Oberkieferzähne und der P_4 geringere Dimensionen. Nach Cuenca Bescós (1988) passen die Längen- und Breitenverhältnisse von D^4/P^4 (Längenverhältnis: 1,05; Breitenverhältnis: 0,88) gut zu *Heteroxerus rubricati*. Die Funde vom Wannenwaldtobel stimmen auch morphologisch mit dieser Art überein, allerdings ist das Metalophid des $M_{1/2}$ und des M_3 vollständig, wie dies weder für *H. rubricati* noch für *H. huerzeleri* typisch ist. Die Zähne vom Wannenwaldtobel werden deshalb als *Heteroxerus* aff. *rubricati* bestimmt. Für biostratigraphische Aussagen hat die Art *H. rubricati* nur eine geringe Bedeutung, da sie in Europa von MN 3 (Südfrankreich) bis MN 9 (Spanien) vorkommt (Cuenca Bescós 1988). In Süddeutschland ist sie bislang an Fundstellen nachgewiesen, die zwischen MN 4 und MN 6 einzuordnen sind (Boon 1991, Ziegler 1995).

Genus *Miopetaurista* Kretzoi 1962

Miopetaurista sp.

Taf. 2, Fig. 10

Fundstelle: Wannenwaldtobel 2

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46527; 1 Zahnfragment)
M_3-Fragm. dext. 3,57x > 3,47

Unter den Sciuriden-Resten der Fundstelle Wannenwaldtobel befindet sich ein einzelner M_3 eines großen Flughörnchens. Anhand der Ausbildung der Höcker und Grate kann dieser zwar zur Gattung *Miopetaurista* gestellt werden, eine nähere Bestimmung wird jedoch wegen des schlechten Erhaltungszustandes (Zahnschmelz vollständig abgeplatzt) nicht vorgenommen. Das vorliegende Fundstück ist bedeutend größer als die entsprechenden Zähne der Art *M.* cf. *dehmi*, die in der OSM Bayerns an mehreren Lokalitäten belegt ist (Ziegler & Fahlbusch 1986, Boon 1991). Die metrischen Werte des M_3 stimmen weit besser mit der von Vieux-Collonges (Mont Ceindre) bekannten Art *Miopetaurista lappi* überein (Mein 1958).

Sciuridae indet.

Fundstellen: Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Schlachtberg, Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46528; 1 Zahnfragment)
M^3-Fragm. dext. > 1,57x > 1,97
Edelbeuren-Schlachtberg (SMNS 46529; 1 Unterkiefer-Fragment)
Mand.-Fragm. dext. mit I keine Maße
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46530; 1 Zahnfragment)
$M_?$-Fragm. sin. keine Maße

Von den oben genannten Fundstellen liegen drei weitere Sciuriden-Reste vor, die wegen ihrer fragmentarischen Erhaltung nicht näher bestimmt werden können. Allerdings lassen die Dimensionen des Unterkiefer-Fragmentes vom Schlachtberg die Vermutung zu, daß dieses Fundstück von einem großen Flughörnchen stammt.

Familie Castoridae Gray 1821

Genus *Steneofiber* Geoffroy 1833

Steneofiber sp.

Taf. 2, Fig. 8

Fundstelle: Edelbeuren-Schlachtberg

Material und Maße:
Edelbeuren-Schlachtberg (SMNS 46531; 1 Zahnfragment)
I-Fragm. sup. sin. 7,5($\text{Ø}_{\text{max.}}$)

Lediglich ein Schneidezahn-Fragment (distal) vom Schlachtberg belegt die für limnisch-fluviatile Biotope bzw. Ablagerungsbereiche charakteristischen Biber. Das Fundstück läßt nur eine grobe Zuordnung zur Gattung *Steneofiber* sensu stricto (große Form) zu; für eine nähere Bestimmung sind weitere Zahnfunde erforderlich. Miozäne Biberreste sind zwar für die Biostratigraphie kaum von Bedeutung, sie liefern jedoch recht wertvolle palökologische Aspekte.

Familie Eomyidae DÉPERET & DOUXAMI 1902

Genus *Keramidomys* HARTENBERGER 1966

Keramidomys carpathicus (SCHAUB & ZAPFE 1953) vel *thaleri* HUGUENEY & MEIN 1968

Taf. 3, Fig. 10–11

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46532; 2 Einzelzähne)
$M_{1/2}$ dext. 0,78x0,83
$M^{1/2}$ sin. 0,71x0,76

Die beiden Eomyidenzähne vom Maurerkopf sind sehr klein und zeigen recht einfache Zahnmuster. Sie gehören zur Gattung *Keramidomys*, die bisher nur aus Europa bekannt ist. Die Familie der Eomyidae ist heute vollständig ausgestorben.

Der obere Molar besitzt fünf Hauptgrate, die ± transversal gerichtet sind. Der Anteroloph ist lang. Die erste Synklinale ist nicht reduziert, sondern deutlich ausgebildet; die Außenhügel des $M^{1/2}$ sind relativ stark ausgeprägt. Diese Merkmale sind charakteristisch für *K. thaleri*. An dem unteren Molar reicht das Anterolophid fast bis zum labialen Zahnrand. Von den fünf Hauptgraten verläuft nur das Hypolophid schräg zur Längsachse des Zahnes, die anderen sind ± transversal gerichtet. Anterolophid und Metalophid sind nicht verschmolzen, sondern stehen isoliert; demzufolge ist die erste Synklinale gut ausgebildet. Sie ist also nicht reduziert, wie dies bei der Art *K. carpathicus* häufig der Fall ist. Der Längsgrat des $M_{1/2}$ ist zwar recht schwach, aber durchgehend.

Für eine genauere Zuordnung der vorliegenden Einzelzähne kommen nur die beiden morphometrisch weitgehend übereinstimmenden Arten *K. carpathicus* und *K. thaleri* in Frage. Größenmäßig stimmen die zwei Zähne vom Maurerkopf gut mit den entsprechenden Fundstücken von Neudorf a. d. March (*K. carpathicus*, siehe SCHAUB & ZAPFE 1953) und Sandelzhausen (*K.* aff. *carpathicus*, siehe FAHLBUSCH 1975) sowie von Vermes 1 (*K. thaleri*, siehe ENGESSER 1990, KÄLIN 1993) überein. Nach den von ENGESSER (1990) beschriebenen Artmerkmalen passen die Zähne zwar besser zu *K. thaleri* (gut entwickelte erste Synklinale am $M^{1/2}$, deutliche Außenhügel des $M^{1/2}$ und markante Innenhügel des $M_{1/2}$), bevor nicht mehr Material vorliegt, scheint es mir dennoch angebracht, die Bestimmung nur als *K. carpathicus* vel *thaleri* vorzunehmen. Dies auch deswegen, weil die Berechtigung von *K. thaleri* als eigenständige Art von mehreren Autoren (u. a. FAHLBUSCH 1975, BOLLIGER 1992) angezweifelt wird. Sie betrachten *K. thaleri* als ein jüngeres Synonym von *K. carpathicus*. Eine Klärung dieser Frage ist am vorliegenden Material nicht möglich.

Familie Gliridae THOMAS 1897

Die Gliriden sind an den Fundstellen Wannenwaldtobel, Edelbeuren-Maurerkopf und Bonlanden insgesamt mit mindestens drei Arten nachgewiesen, die den Gattungen *Microdyromys*, *Paraglirulus* und *Miodyromys* angehören. Etwa 70 % des Gliriden-Materials stammt vom Wannenwaldtobel. Charakteristisch sind die niederkronigen, flachen Backenzähne – mit z. T. großer Anzahl von Quergraten –, die auf eine relativ weiche Nahrung (u. a. Früchte, Knospen, Insekten) der Tiere hindeuten, wie sie in Wäldern zu finden ist. Die heutigen Vertreter der Gliridae sind fast ausschließlich baumbewohnende, langschwänzige Nagetiere mit nächtlicher Lebensweise. Miozäne Gliriden-Formen aus Süddeutschland wurden vor allem von MAYR (1979) und WU (1990, 1993) eingehend untersucht, so daß im folgenden auf ausführliche Beschreibungen verzichtet werden kann.

Genus *Microdyromys* DE BRUIJN 1966

Microdyromys praemurinus (FREUDENBERG 1941) vel *miocaenicus* (BAUDELOT 1965)

Taf. 4, Fig. 1–6

Fundstelle: Wannenwaldtobel 2

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46533; 16 Einzelzähne)

?D_4 dext.	0,64x0,61	M_2 dext.	0,92x0,87
P_4 sin.	0,68x0,69	M_2 dext.	0,90x0,84
P_4 sin.	0,68x0,64	M_3 sin.	0,86x0,88
P_4 sin.	0,78x0,69	M^1 sin.	0,95x1,00
P_4 dext.	>0,65x > 0,56	M^1 sin.	0,94x0,99
M_1 sin.	1,01x0,88	M^1-Fragm. sin.	> 0,81x > 0,93
M_1 dext.	1,05x0,93	M^2 dext.	0,90x1,01
M_1 dext.	0,95x0,89	M^3 sin.	0,63x0,86

Tab. 1. Statistische Zahnwerte für *Microdyromys praemurinus* vel *miocaenicus*, Fundstelle Wannenwaldtobel 2.

Position	?D_4		P_4		M_1		M_2		M_3		D^4		P^4		M^1		M^2		M^3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	1	1	3	3	3	3	2	2	1	1	0	0	0	0	2	2	1	1	1	1
min.	0,64	0,61	0,68	0,64	0,95	0,88	0,90	0,84	0,86	0,88	-	-	-	-	0,94	0,99	0,90	1,01	0,63	0,86
Mw	0,64	0,61	0,71	0,67	1,00	0,90	0,91	0,86	0,86	0,88	-	-	-	-	0,95	1,00	0,90	1,01	0,63	0,86
max.	0,64	0,61	0,78	0,69	1,05	0,93	0,92	0,87	0,86	0,88	-	-	-	-	0,95	1,00	0,90	1,01	0,63	0,86

Die kleinen Gliridenzähne vom Wannenwaldtobel können zwar in den Formenkreis der etwa gleichgroßen Arten *M. praemurinus* und *M. miocaenicus* gestellt werden, eine gesicherte Zuordnung zu einer der beiden Arten ist jedoch anhand des vorliegenden Zahnmaterials nicht möglich:

Die Zähne weisen konkave Kauflächen auf. An den M^1 und M^2 ist der Endoloph stets durchgehend, wobei der Anteroloph auf der Lingualseite nie vom Endoloph getrennt bleibt. Auf der Labialseite enden Anteroloph und Posteroloph meist frei. Der vordere Centroloph ist länger als der hintere; er reicht jedoch nie bis zum Endoloph, wodurch sich *Microdyromys* gut von der Gattung *Paraglirulus* unterscheiden läßt. Der Protoloph mündet schräg, der Metaloph etwa senkrecht in den Endoloph. An allen M^1 und M^2 ist ein vorderer Zwischengrat ausgebildet. Zwei Zähne zeigen auch in der vordersten Synklinale einen Zwischengrat, der für *M. miocaenicus* typisch ist. Keiner der vorliegenden oberen Molaren weist einen Zwischengrat in der hintersten Synklinale auf; zwei M^1 zeigen weder in der vordersten noch in der hintersten Synklinale Zwischengrate, welches für *M. praemurinus* kennzeichnend ist. Die Zahl der Quergrate an den ersten beiden oberen Molaren beträgt sieben oder acht, gegenüber sechs bis zehn Quergraten an den unteren Molaren. Die P_4 sind einwurzelig und haben einen Zwischengrat in der hintersten Synklinale.

Die metrischen Werte der vorliegenden Zähne liegen sowohl innerhalb der Variationsbreite von *M. praemurinus* als auch von *M. miocaenicus*. Sie stimmen gut mit den Dimensionen der Zähne von Schönenberg, Sansan (M^{1-2} siehe Abb. 20) und Puttenhausen überein. Morphologisch nehmen vor allem die zur Bestimmung wichtigen Oberkieferzähne eine Zwischenstellung bezüglich der beiden in Frage kommenden Arten ein. Aufgrund ihrer Gratausstattung gehören sie entweder zu einer evoluierten Form von *M. praemurinus* oder sie repräsentieren einen frühen Vertreter von *M. miocaenicus*. Gratarme Varianten von *M. miocaenicus* sind z. B. von der Fundstelle Puttenhausen bekannt (Wu 1990). Einzelne untere Molaren von *Microdyromys* lassen sich nur recht schwierig von der Gattung *Paraglirulus* trennen, weshalb die Zuordnung dieser Fundstücke mit einem gewissen Vorbehalt erfolgt.

Microdyromys cf. *miocaenicus* (Baudelot 1965)

Taf. 3, Fig. 12

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46534; 1 Einzelzahn)
M^1-Fragm. dext. 0,90x1,06

Ein fragmentärer M^1 vom Maurerkopf gehört aufgrund seiner Größe (siehe Abb. 20) und seines Kauflächenmusters wahrscheinlich zur Art *M. miocaenicus* (locus typicus: Sansan; MN 6). Gegenüber den zuvor beschriebenen M^1 bzw. M^2 vom Wannenwaldtobel (*M. praemurinus* vel *miocaenicus*) weist der Zahn einen relativ kräftigen Zwischengrat in der vordersten und ein kleines Zwischengrat-Rudiment in der hintersten Synklinale auf. Der vordere Centroloph ist lang, er reicht aber nicht bis zum Endoloph.

M. miocaenicus stellt eine variable und weit verbreitete Art innerhalb der OSM von Süddeutschland, Frankreich und der Schweiz dar (für Vergleiche siehe Engesser 1972, Mayr 1979, Wu 1990).

Genus *Paraglirulus* Engesser 1972

Paraglirulus werenfelsi Engesser 1972

Taf. 3, Fig. 13–15

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46535; 3 Einzelzähne)

M_2 sin.	1,11x1,16
P^4 dext.	0,89x1,10
M^1 sin.	1,05x1,14

Die Zuordnung der drei Gliridenzähne vom Maurerkopf beruht im wesentlichen auf der Anzahl und Position der Zwischengrate, dem durchgehenden Endoloph sowie der auffälligen Verbindung des vorderen Centrolophs mit dem Endoloph am vorliegenden oberen Molar.

Der M$_2$ besitzt fünf Hauptgrate und vier Zwischengrate, je einer zwischen zwei Hauptgraten. Die zu beiden Seiten des Centrolophids vorkommenden Zwischengrate sind deutlich kürzer als die beiden anderen. Das Endolophid ist nicht durchgehend. Der Umriß des M$_2$ ist subquadratisch, wobei die hintere Zahnhälfte etwas gerundet ist. Der P^4 zeigt neben sechs Hauptgraten (Anteroloph, Protoloph, vorderer und hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph) noch drei Zwischengrate, von denen sich der längste und kräftigste in der hintersten Synklinale befindet. Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph sind durch den Endoloph miteinander verbunden. Der vordere Centroloph des P^4 endet deutlich vor dem Endoloph, er ist aber am Labialrand mit dem Protoloph verknüpft. Der obere Molar ist wegen seiner geringeren Vorderbreite und des leicht schräg zur Zahnlängsachse verlaufenden Endolophs als M^1 anzusprechen. Neben den sechs Hauptgraten sind drei Zwischengrate ausgebildet. Der vordere Centroloph ist am Lingualrand mit dem Endoloph, am Labialrand mit dem Protoloph verbunden. Der kürzere hintere Centroloph ist mit dem Metaloph verknüpft. Zwischen Metaloph und Posteroloph befindet sich der längste Zwischengrat. Der Labialrand des M^1 ist nicht eingebuchtet, wie dies entsprechende Zähne der Gattung *Microdyromys* zeigen.

Paraglirulus werenfelsi (locus typicus: Anwil; MN 8) stellt eine mittelgroße Glirridenart dar. Von der morphologisch recht ähnlichen Art *P. lissiensis* weicht sie hauptsächlich durch ihre größeren Dimensionen ab. Die metrischen Werte der vorliegenden Zähne befinden sich im Größenbereich der Fundstücke von *P. werenfelsi* aus Sansan (M^1 siehe Abb. 20).

Genus *Miodyromys* Kretzoi 1943

Die Unterscheidung der einzelnen *Miodyromys*-Arten erfolgt im wesentlichen aufgrund der Zahngrößen, der Verteilung und Häufigkeit der Zwischengrate sowie der Anzahl der Zahnwurzeln.

Miodyromys aegercii Baudelot 1972

Taf. 4, Fig. 7–16

Fundstellen: Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:

Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46536; 15 Einzelzähne)

P$_4$ dext.	0,90x0,83	M^2 sin.	1,21x1,47
M$_1$ sin.	1,24x1,15	M^2 sin.	1,25x1,50
M$_1$ dext.	1,27x1,11	M^2 dext.	1,15x1,39
D^4 dext.	0,78x0,86	M^2 dext.	1,27x1,35
M^1 sin.	1,27x1,38	M^3 sin.	0,86x1,18
M^1 sin.	1,32x1,37	M^3 sin.	1,04x1,23
M^1 sin.	1,12x1,44	M^3 dext.	0,90x1,28
M^1 dext.	1,21x1,31		

Tab. 2. Statistische Zahnwerte für *Miodyromys aegercii*, Fundstelle Wannenwaldtobel 2.

Position	D_4		P_4		M_1		M_2		M_3		D^4		P^4		M^1		M^2		M^3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	0	0	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	4	4	4	4	3	3
min.	-	-	0,90	0,83	1,24	1,11	-	-	-	-	0,78	0,86	-	-	1,12	1,31	1,15	1,35	0,86	1,18
Mw	-	-	0,90	0,83	1,26	1,13	-	-	-	-	0,78	0,86	-	-	1,23	1,38	1,22	1,43	0,93	1,23
max.	-	-	0,90	0,83	1,27	1,15	-	-	-	-	0,78	0,86	-	-	1,32	1,44	1,27	1,50	1,04	1,28

Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46537; 8 Einzelzähne)

P_4 dext.	0,86x0,88	P^4 dext.	1,01x1,23
M_2 sin.	1,38x1,40	M^1 dext.	1,21x1,54
M_3 sin.	1,28x1,20	M^2 sin.	1,20x1,52
M_3 dext.	1,16x1,04	M^2 sin.	1,35x1,62

Tab. 3. Statistische Zahnwerte für *Miodyromys aegercii*, Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf.

Position	D_4		P_4		M_1		M_2		M_3		D^4		P^4		M^1		M^2		M^3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	0	0	1	1	0	0	1	1	2	2	0	0	1	1	1	1	2	2	0	0
min.	-	-	0,86	0,88	-	-	1,38	1,40	1,16	1,04	-	-	1,01	1,23	1,21	1,54	1,20	1,52	-	-
Mw	-	-	0,86	0,88	-	-	1,38	1,40	1,22	1,12	-	-	1,01	1,23	1,21	1,54	1,28	1,57	-	-
max.	-	-	0,86	0,88	-	-	1,38	1,40	1,28	1,20	-	-	1,01	1,23	1,21	1,54	1,35	1,62	-	-

Miodyromys aegercii (locus typicus: Sansan; MN 6) stellt eine mittelgroße Gliridenart mit mäßig konkaven Kauflächen dar. Sämtliche unteren und oberen Molaren sind dreiwurzelig. Charakteristisch sind außerdem der isolierte Anteroloph sowie der lange – jedoch nie mit dem Endoloph verbundene – vordere Centroloph an den oberen Molaren. Ausführliche Artbeschreibungen finden sich u. a. in den Arbeiten von Baudelot 1972, Engesser 1972, Mayr 1979 und Wu 1990. Von der morphologisch und metrisch weitgehend übereinstimmenden Art *Miodyromys praecox* (Wu 1993) und der etwas kleineren Art *Miodyromys hamadryas* (Mayr 1979) unterscheidet sich *M. aegercii* vor allem durch die dreiwurzeligen unteren Molaren.

Die M^1 und M^2 der beiden Fundstellen besitzen sechs Hauptgrate (inklusive dem hinteren Centroloph). Der vordere Centroloph ist stets länger als der hintere. Alle M^{1-2} zeigen einen vorderen Zwischengrat (zwischen Protoloph und vorderem Centroloph). An einem M^2 vom Maurerkopf ist dieser nur in Form eines kurzen, isolierten Grates in der Zahnmitte sowie eines punktförmigen Zwischengrat-Rudimentes auf der Labialseite ausgebildet. Ein weiterer kurzer Zwischengrat verläuft bei diesem Zahn vom Protoloph diagonal in Richtung des Zwischengrat-Rudimentes. An je einem M^2 vom Wannenwaldtobel und Maurerkopf besteht eine Verbindung vom vorderen Zwischengrat zum vorderen Centroloph, die etwa in der Zahnmitte liegt. An zwei M^2 vom Wannenwaldtobel ist das Lingualende des vorderen Zwischengrates mit dem vorderen Centroloph verbunden. Ein M^2 vom Maurerkopf und die vier M^2 vom Wannenwaldtobel besitzen einen Zwischengrat zwischen hinterem Centroloph und Metaloph; an je einem M^2 von den beiden Fundstellen ist dieser Zwischengrat mit dem hinteren Centroloph verbunden. Die vorliegenden M^{1-2} weisen insgesamt 1 bis 3 Zwischengrate an unterschiedlichen Stellen der Synklinalen auf; davon haben je zwei Zähne der beiden Fundstellen einen Zwischengrat zwischen dem vorderen und hinteren Centroloph (am labialen Zahnrand). Die M^3 vom Wannenwaldtobel besitzen sechs Hauptgrate. An zwei Zähnen ist der Anteroloph lingual vom Protoconus getrennt. Der hintere Centroloph ist stets länger als der vordere. Alle drei M^3 besitzen Zwischengrate zwischen hinterem Centroloph und Metaloph sowie labial zwischen vorderem und hinterem Centroloph. Weitere Zwischengrate kommen an unterschiedlichen Stellen vor. Ein M_1 vom Wannenwaldtobel und ein M_2 vom Maurerkopf sind dreiwurzelig; an einem weiteren M_1 vom Wannenwaldtobel kann die Anzahl der Wurzeläste nicht eindeutig bestimmt werden. Die M_{1-2} besitzen fünf Hauptgrate (inklusive des Centrolophids) und jeweils einen Zwischengrat in der vordersten und hintersten Synklinale. Der M_2 vom Maurerkopf besitzt außerdem noch zwei weitere Zwischengrate, die sich in den Synklinalen unmittelbar vor und hinter dem Centrolophid befinden und mit diesem verbunden sind. An diesem Zahn ist das Entoconid durch eine Kerbe vom Posterolophid getrennt. Die beiden M_3 vom Maurerkopf weisen fünf Hauptgrate und jeweils einen Zwischengrat in der vordersten und hintersten Synklinale auf.

Die *Miodyromys*-Zähne von den Fundstellen Wannenwaldtobel und Edelbeuren-Maurerkopf repräsentieren wahrscheinlich einen frühen Vertreter von *M. aegercii*. Sie sind etwas größer als die entsprechenden Zähne von Puttenhausen (*M.* aff. *aegercii*, siehe Wu 1990) und stimmen metrisch am besten mit der Population von Sandelzhausen überein (siehe Abb. 20).

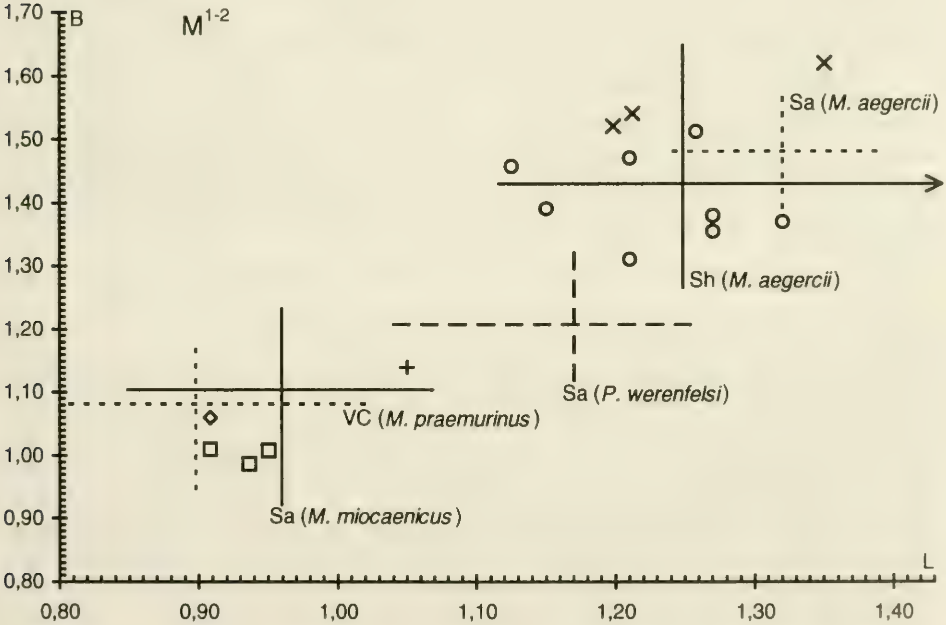


Abb. 20. *Microdyromys praemurinus* vel *miocaenicus*, *Microdyromys* cf. *miocaenicus*, *Paraglirulus werenfelsi* und *Miodyromys aegercii* – Längen-Breiten-Diagramm der M^{1-2} der Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf (*M.* cf. *miocaenicus*: ◇, n=1; *P. werenfelsi*: +, n=1; *M. aegercii*: x, n=3) und Wannenwaldtobel 2 (*M. praemurinus* vel *miocaenicus*: ☐, n=3; *M. aegercii*: o, n=8). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *M. praemurinus* aus Vieux-Collonges (VC, n=33), von *M. miocaenicus* aus Sansan (Sa, n=98), von *P. werenfelsi* aus Sansan (Sa, n=10) sowie von *M. aegercii* aus Sandelzhausen (Sh, n=73) und Sansan (Sa, n=11) eingezeichnet (VC, Sh nach Mayr 1979; Sa nach Baudelot 1972 und Engesser 1972).

Miodyromys sp.

Fundstelle: Bonlanden

Material und Maße:
Bonlanden (SMNS 46677; 1 Einzelzahn)

M_2 dext.	1,57x1,40

Der M_2 von Bonlanden ist dreiwurzelig und besitzt fünf Hauptgrate mit kräftigen Labialenden, welches der Ausbildung bei *Miodyromys* entspricht. Ein Zwischengrat befindet sich in der hintersten Synklinale; vor dem Centrolophid ist lingual ein weiterer kurzer Zwischengrat ausgebildet. Die metrischen Werte des Zahnes liegen deutlich oberhalb des Größenbereiches von *Miodyromys aegercii* aus Sansan (Baudelot 1972). Ob ein moderner Vertreter von *M. aegercii* vorliegt oder ob es sich hierbei um eine andere *Miodyromys*-Art handelt, kann nicht entschieden werden.

Gliridae div. indet.

Fundstellen: Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46538; 4 Einzelzähne)

M_1 sin.	1,17x0,92	M_2-Fragm. sin.	1,04x1,02
M_1 dext.	>1,04x > 0,78	$M_?$-Fragm. ?	–x > 1,22

Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46539; 3 Einzelzähne)

P_4-Fragm. dext.	>0,95x–	M^3-Fragm. dext.	0,97x–
M_1 sin.	1,15x0,92		

Aufgrund der fragmentarischen Erhaltung, starken Abkauung bzw. fluviatilen Zurundung können die oben aufgeführten Einzelzähne nicht näher bestimmt werden. Vermutlich gehören sie ebenfalls zu den bereits beschriebenen Gliridenarten *Microdyromys praemurinus* vel *miocaenicus*, *Paraglirulus werenfelsi* und *Miodyromys aegercii.*

Familie Cricetidae Rochebrune 1883

An den beiden mikropaläontologisch untersuchten Fundstellen Wannenwaldtobel 2 und Edelbeuren-Maurerkopf sind die Cricetidae die arten- und individuenreichste Nagetierfamilie, wie dies bei OSM-Faunen üblich ist. Ausführliche Beschreibungen liegen unter anderem von Fahlbusch (1964), Engesser (1972) und Wu (1982) vor. Aufgrund einer raschen Entwicklung im Zahnbau und der relativen Fundhäufigkeit kommt den miozänen Cricetiden eine besondere biostratigraphische Bedeutung zu (siehe Kapitel 5). Deshalb werden sie hier etwas detaillierter untersucht als andere Gruppen. In den vorliegenden Faunen sind die Gattungen *Megacricetodon*, *Democricetodon*, *Eumyarion* und *Cricetodon* vertreten.

Unterfamilie Cricetodontinae STEHLIN & SCHAUB 1951

Genus *Megacricetodon* FAHLBUSCH 1964

Megacricetodon minor (LARTET 1851)

Taf. 5, Fig. 1–13 und Taf. 6, Fig. 1–6

Fundstellen: Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße (siehe auch Anhang, Kap. 9.4.):
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46540; 28 Einzelzähne, 1 Unterkiefer-Fragment mit 3 Zähnen, 1 Oberkiefer-Fragment mit 1 Zahn)

2 M_1 sin., M_1-Fragm. sin., 5 M_1 dext.
2 M_2 sin., 3 M_2 dext.
4 M_3 sin.
Mand.-Fragm. sin. mit M_1-M_3
M^1 sin., 2 M^1 dext.
2 M^2 sin., 2 M^2 dext.
M^3 sin., 3 M^3 dext.
Max.-Fragm. sin. mit M^1

Tab. 4. Statistische Zahnwerte für *Megacricetodon minor*, Fundstelle Wannenwaldtobel 2.

Position	M_1		M_2		M_3		M^1		M^2		M^3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	8	8	6	6	5	5	4	4	4	4	4	4
min.	1,28	0,75	1,05	0,75	0,88	0,65	1,46	0,92	1,06	0,88	0,69	0,73
Mittelwert	1,36	0,82	1,10	0,86	0,93	0,71	1,52	0,96	1,10	0,92	0,73	0,75
max.	1,43	0,89	1,15	0,92	0,97	0,74	1,59	1,01	1,12	0,95	0,82	0,77

Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46541, 46542; 35 Einzelzähne, 5 bezahnte Unterkiefer-Fragmente)

2 M_1 sin., 2 M_1-Fragm. sin., M_1 dext.
4 M_2 dext.
M_3 sin., 2 M_3 dext.
Mand.-Fragm. sin. mit M_1
Mand.-Fragm. sin. mit M_1-M_2
Mand.-Fragm. sin. mit M_1-M_3
Mand.-Fragm. dext. mit M_1-M_3
Mand.-Fragm. dext. mit M_1-M_2
4 M^1 sin, 2 M^1-Fragm. sin.
4 M^1 dext., M^1-Fragm. dext.
7 M^2 sin., 3 M^2 dext.
M^3 sin., M^3 dext.

Tab. 5. Statistische Zahnwerte für *Megacricetodon minor*, Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf.

Position	M_1		M_2		M_3		M^1		M^2		M^3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	8	9	8	8	5	5	10	8	10	10	2	2
min.	1,30	0,78	1,00	0,83	0,90	0,69	1,30	0,91	1,00	0,81	0,76	0,76
Mittelwert	1,37	0,84	1,08	0,89	0,95	0,75	1,44	0,95	1,03	0,87	0,77	0,77
max.	1,45	0,89	1,16	0,95	1,00	0,82	1,53	1,00	1,07	0,94	0,78	0,77

Die Fundstellen Wannenwaldtobel 2 und Edelbeuren-Maurerkopf lieferten zahlreiche Einzelzähne und Kieferreste einer kleinen *Megacricetodon*-Art, die metrisch recht gut mit *Megacricetodon minor* von Sansan, Frankreich (locus typicus; MN 6) sowie aus der OSM Bayerns übereinstimmt (siehe Abb. 21 und 22). Aufgrund der geringeren Größe kann die morphologisch sehr ähnliche Form *Megacricetodon* aff. *minor* ausgeschlossen werden. *M. similis*, eine weitere ähnliche Form, unterscheidet sich von der vorliegenden Art durch geringfügig höhere metrische Werte. Insgesamt weist *M. minor* gegenüber *M. similis* außerdem eine etwas einfachere Zahnmorphologie auf. Liegt genügend Material vor, so können die beiden Arten statistisch anhand folgender Merkmale der ersten Molaren getrennt werden: Form und Ausbildung der Vorderknospe, Fehlen bzw. Vorhandensein eines vorderen sowie eines äußeren Quersporns.

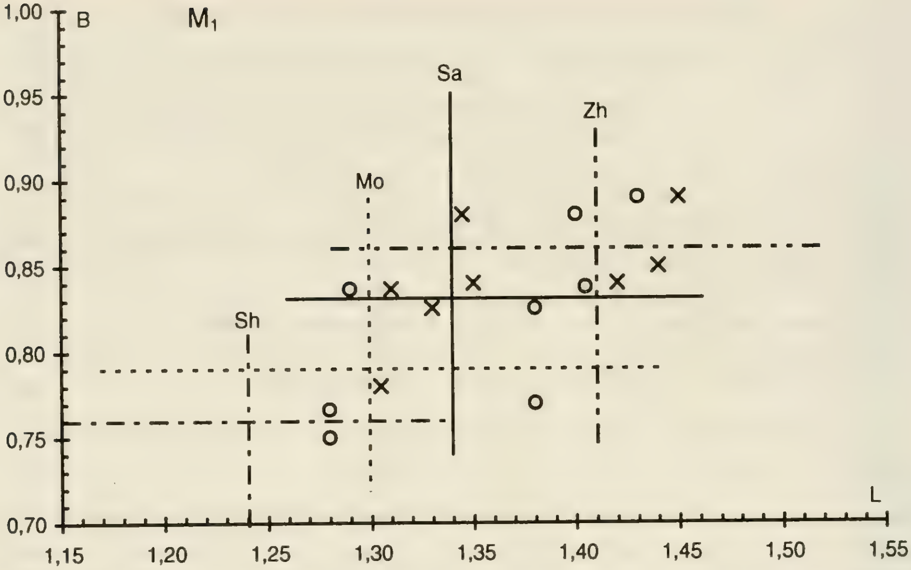


Abb. 21. *Megacricetodon minor* – Längen-Breiten-Diagramm der M_1 der Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf (x, n=8) und Wannenwaldtobel 2 (o, n=8). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *M. minor* der Fundstellen Sansan (Sa, n=37), Ziemetshausen (Zh, n=21), Mohrenhausen (Mo, n=17) und Sandelzhausen (Sh, n=?) eingezeichnet (Sa nach FREUDENTHAL 1963; Zh, Mo, Sh nach BOON 1991 und HEISSIG 1989b).

Gegenüber *M. similis* ist die Vorderknospe der M_1 von *M. minor* wesentlich seltener zweigeteilt (Wannenwaldtobel: 2 Zähne mit geteilter Vorderknospe, Edelbeuren-Maurerkopf: 1 Zahn). Zwei M_1 vom Wannenwaldtobel zeigen kurze vordere Quersporne (labial); ein M_1 von dort weist außerdem einen kurzen, schwach ausgebildeten äußeren Quersporn (Ectomesolophid) auf. Von der Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf liegt kein M_1 mit einem vorderen Quersporn oder einem äußeren Quersporn vor, welche bei der Art *M. similis* relativ häufig vorkommen. Das Mesolophid ist an den vorliegenden M_1 sehr variabel. Es kann fast bis zum lingualen Zahnrand reichen oder völlig fehlen.

Zwei M^1 von Edelbeuren-Maurerkopf besitzen einen deutlichen vorderen Quersporn (labial) – dieser fehlt an den entsprechenden Zähnen vom Wannenwaldtobel. Die M^1 der beiden Fundstellen zeigen einen halblangen bis langen Mesoloph, ein äußerer Quersporn (Ectomesoloph) ist nicht vorhanden.

Die Größe der Zähne und die morphologischen Befunde sprechen deutlich für eine Zuordnung des Zahnmaterials zu *Megacricetodon minor*. An den Fundstellen Wannenwaldtobel 2 und Edelbeuren-Maurerkopf liefert diese Art unter den vorgefundenen Cricetiden-Formen mit Abstand das umfangreichste Zahnmaterial (etwa 60% der gesamten Cricetiden-Zahnfunde). Darüber hinaus kommt die Art *Megacricetodon minor* auch an vielen anderen Fundstellen in Süddeutschland (FAHLBUSCH 1964, HEISSIG 1989a+b, BOON 1991), Frankreich (SCHAUB 1925, FREUDENTHAL 1963) und in der Schweiz (BOLLIGER 1994, KÄLIN 1997) zahlreich vor.

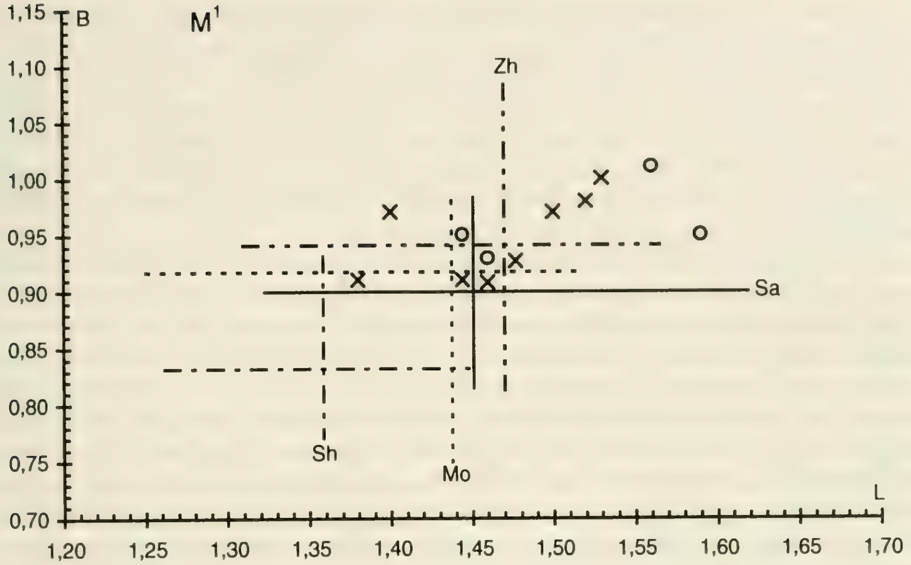


Abb. 22. *Megacricetodon minor* – Längen-Breiten-Diagramm der M^1 der Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf (x, n=8) und Wannenwaldtobel 2 (o, n=4). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *M. minor* der Fundstellen Sansan (Sa, n=53), Ziemetshausen (Zh, n=20), Mohrenhausen (Mo, n=26) und Sandelzhausen (Sh, n=?) eingezeichnet (Sa nach FREUDENTHAL 1963; Zh, Mo, Sh nach BOON 1991 und HEISSIG 1989b).

Megacricetodon lappi (MEIN 1958)

Taf. 5, Fig. 7–11

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:

Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46543; 9 Einzelzähne, 1 Unterkiefer-Fragment mit 2 Zähnen, 1 Oberkiefer-Fragment mit 2 Zähnen)

Mand.-Fragm. mit:	
M_1 sin.	2,26x1,42
M_2 sin.	1,72x1,52
Max.-Fragm. mit:	
M^1 dext.	2,38x1,54
M^2 dext.	1,72x1,50
M_1 dext.	>2,18x1,37
M_1-Fragm. dext.	– x > 1,38
M_2-Fragm. dext.	keine Maße
M^1 sin.	2,32x1,59
M^1 dext.	2,38x1,65
M^1 dext.	2,33x1,69
M^1-Fragm. dext.	– x1,68
M^2 dext.	1,64x1,53
M^3 dext.	1,19x1,25

Tab. 6. Statistische Zahnwerte für *Megacricetodon lappi*, Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf.

Position	M_1		M_2		M_3		M^1		M^2		M^3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	1	2	1	1	0	0	4	5	2	2	1	1
min.	2,26	1,37	1,72	1,52	-	-	2,32	1,54	1,64	1,50	1,19	1,25
Mittelwert	2,26	1,40	1,72	1,52	-	-	2,35	1,63	1,68	1,52	1,19	1,25
max.	2,26	1,42	1,72	1,52	-	-	2,38	1,69	1,72	1,53	1,19	1,25

Anhand von Zahnfunden von der Fundstelle Vieux-Collonges, Frankreich (locus typicus; MN 4b und MN 5) wurde die sehr große *Megacricetodon*-Art von Mein (1958) aufgestellt. Die ebenfalls von Mein (1958) beschriebene Art *Megacricetodon depereti* wurde später von Mein & Freudenthal (1971a: 8) mit *Megacricetodon lappi* synonymisiert. An den beiden Fundstellen Ebershausen und Mohrenhausen konnte Boon (1991) *Megacricetodon lappi* erstmalig auch in der OSM von Bayern nachweisen. Nach Bolliger (1994) kommt die Art außerdem in der Ostschweiz an den Fundstellen Hirschengraben und Frohberg vor.

Die Art *Megacricetodon lappi* ist im wesentlichen durch ihre Zahngröße sowie die meist stark reduzierten Mittelsporne (Mesoloph bzw. Mesolophid) charakterisiert. Lediglich ein M^1 und ein M^2 von Edelbeuren-Maurerkopf weisen einen etwa halblangen Mesoloph auf, ansonsten sind kurze Mittelsporne vorhanden oder sie fehlen ganz. Der Umriß des M_1 ist subtriangulär – das Anteroconid besitzt einen kräftig ausgebildeten labialen Grat. Der Anteroconus der M^1 ist in zwei etwa gleich große Hügel geteilt. An der Vorderseite des Anteroconus verläuft ein schmaler transversaler Grat. Die Verbindung vom Anteroconus zum vorderen Längsgrat liegt bei allen Stücken am lingualen Hügel der zweigeteilten Vorderknospe (etwa in der Mitte des Zahnes). Der Paraconus ist rundlich bis oval ausgebildet. Ein Paraconus-Sporn ist an keinem der vorliegenden M^1 vorhanden.

Metrisch und morphologisch stimmen die Zähne der Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf gut mit dem Zahnmaterial von *Megacricetodon lappi* der bayerischen Fundstellen Ebershausen und Mohrenhausen sowie der französischen Typuslokalität Vieux-Collonges überein (siehe Abb. 23).

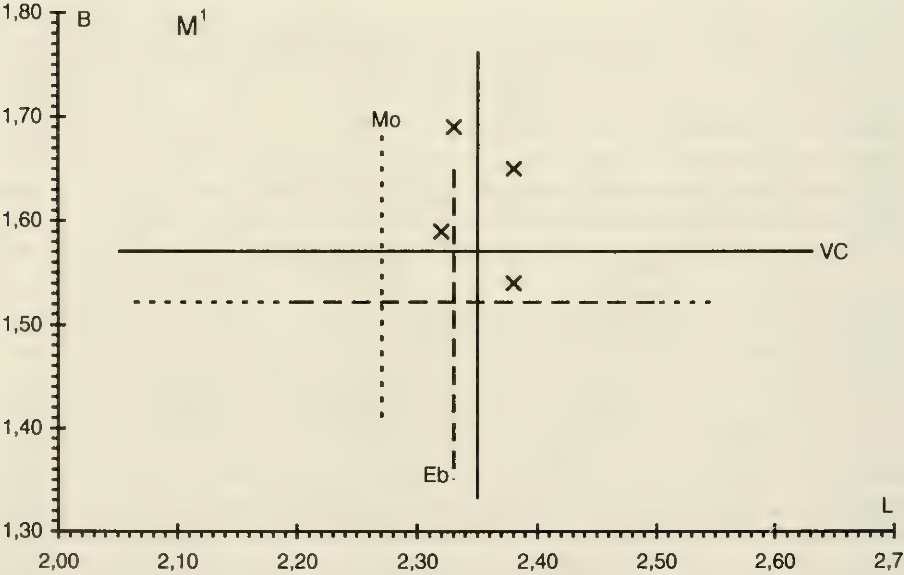


Abb. 23. *Megacricetodon lappi* – Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf, Längen-Breiten-Diagramm der M^1 (x, n=4). Zum Vergleich sind die Streubereiche der bayerischen Fundstellen Ebershausen (Eb, n=10) und Mohrenhausen (Mo, n=18) sowie der Typuslokalität Vieux-Collonges (VC, n=100) eingezeichnet (Eb, Mo, VC nach Boon 1991).

Genus *Democricetodon* Fahlbusch 1964

Democricetodon gracilis Fahlbusch 1964

Taf. 7, Fig. 1–3

Fundstelle: Wannenwaldtobel 2

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46544; 3 Einzelzähne, 1 Oberkiefer-Fragment mit 1 Zahn)

M_1 sin.	1,48x0,92	M_2 sin.	1,19x1,03
M_1 dext.	1,50x0,96	Max.-Fragm. dext. mit M^1	1,66x1,07

Die kleine *Democricetodon*-Art wurde von Fahlbusch (1964) anhand von Zahnfunden mehrerer bayerischer OSM-Fundstellen (locus typicus: Sandelzhausen; MN 5) aufgestellt. Ausführliche Beschreibungen zu dieser Art liegen außerdem von Fejfar (1974), Wu (1982) und Boon (1991) vor. *Democricetodon gracilis* ist zwar von zahlreichen Fundstellen der OSM bekannt, jedoch ist das Zahnmaterial meist sehr spärlich, wie dies auch die wenigen Fundstücke vom Wannenwaldtobel bestätigen. Die Art besitzt eine biostratigraphische Reichweite von MN 4b bis MN 6 (? MN 7+8; vgl. Heissig 1989a: 250). Für feinstratigraphische Zwecke ist sie deshalb von untergeordneter Bedeutung. Neben den kleinen Dimensionen ist *D. gracilis* vor allem durch die kurze, schmale Vorderknospe des M_1 sowie die reduzierten Mittelsporne von M_1 und M_2 gekennzeichnet.

Die drei vorliegenden Unterkieferzähne weisen ein kurzes bis halblanges Mesolophid auf. Ein Ectomesolophid ist nicht vorhanden. Metaconid sowie Entoconid sind stärker nach vorn geneigt als Proto- und Hypoconid. Die Vorderknospe der beiden M_1 ist sehr kurz und bildet ein flaches, vorne gerundetes Dreieck. An einem Zahn ist das Metaconid isoliert, an dem anderen ist es durch einen schwachen Grat (Vorjochkante) mit dem Vorderarm des Protoconids verbunden. Die Vorderknospe des M^1 ist ungeteilt. Der Mesoloph ist etwa halblang und mit dem Vorderabhang des Metaconus verwachsen. Neben der „neuen“ Vorjochkante (Protolophulus II) zeigt der Zahn auch eine „alte“ Vorjochkante (Protolophulus I), die bis zur lingualen Basis des Paraconus reicht.

Die metrischen Werte der Fundstücke vom Wannenwaldtobel liegen innerhalb des Größenbereiches (im oberen Drittel) von *Democricetodon gracilis* aus der OSM Bayerns. Größenmäßig und morphologisch stimmen sie weitgehend mit dem reichhaltigen Zahnmaterial der Fundstelle Puttenhausen (Wu 1982) sowie den von Fahlbusch (1964) und Boon (1991) beschriebenen Funden überein (M^1 siehe Abb. 24).

Democricetodon mutilus Fahlbusch 1964

Taf. 7, Fig. 4–11

Fundstellen: Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46545; 12 Einzelzähne, 1 Unterkiefer-Fragment mit 2 Zähnen)

M_1 sin.	1,59x1,09	M_1-Fragm. dext.	keine Maße
M_1-Fragm. sin.	keine Maße	M_2 dext.	1,42x1,15
M_1-Fragm. dext.	–x1,06	M_2 dext.	1,38x1,15
M_1-Fragm. dext.	–x1,04	M_3 sin.	1,31x1,07
Mand.-Fragm. mit:		M_3 dext.	1,33x1,04
M_1 dext.	1,59x1,11	M^1 sin.	1,88x1,23
M_2 dext.	1,43x1,23	M^1-Fragm. sin.	–x > 1,26
		M^2 sin.	1,40x1,23

Tab. 7. Statistische Zahnwerte für *Democricetodon mutilus*, Fundstelle Wannenwaldtobel 2.

Position	M_1		M_2		M_3		M^1		M^2		M^3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	2	4	3	3	2	2	1	1	1	1	0	0
min.	1,59	1,04	1,38	1,15	1,31	1,04	1,88	1,23	1,40	1,23	-	-
Mittelwert	1,59	1,08	1,41	1,18	1,32	1,06	1,88	1,23	1,40	1,23	-	-
max.	1,59	1,11	1,43	1,23	1,33	1,07	1,88	1,23	1,40	1,23	-	-

Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46546; 2 Einzelzähne)
M_2-Fragm. dext. –x > 1,08
M^1 dext. 1,76x1,26

Die größere der beiden hier beschriebenen *Democricetodon*-Arten, *D. mutilus*, ist bereits an vielen Fundstellen in Süddeutschland – vor allem in der OSM Bayerns – nachgewiesen worden (Fahlbusch 1964, Wu 1982, Heissig 1989a, Boon 1991, Schötz 1993, Ziegler 1995). Die Typuslokalität ist Langenmoosen (MN 5). Innerhalb der OSM der Schweiz kommt die Art ebenfalls recht häufig vor (Engesser et al. 1981, Kälin 1993, Bolliger 1994). *D. mutilus* ist durch die sehr kurze Vorderknospe des M_1 und die schmale, deutlich vom Rest der Zahnkrone abgesetzte Vorderknospe des M^1 charakterisiert. Kennzeichnende Merkmale sind außerdem die meist sehr kurzen bis halblangen Mittelsporne (Mesoloph bzw. Mesolophid) sowie das weitgehende Fehlen von vorderen Quersporen. Anhand der typischen Vorderknospen der ersten Molaren und durch etwas geringere Dimensionen unter-

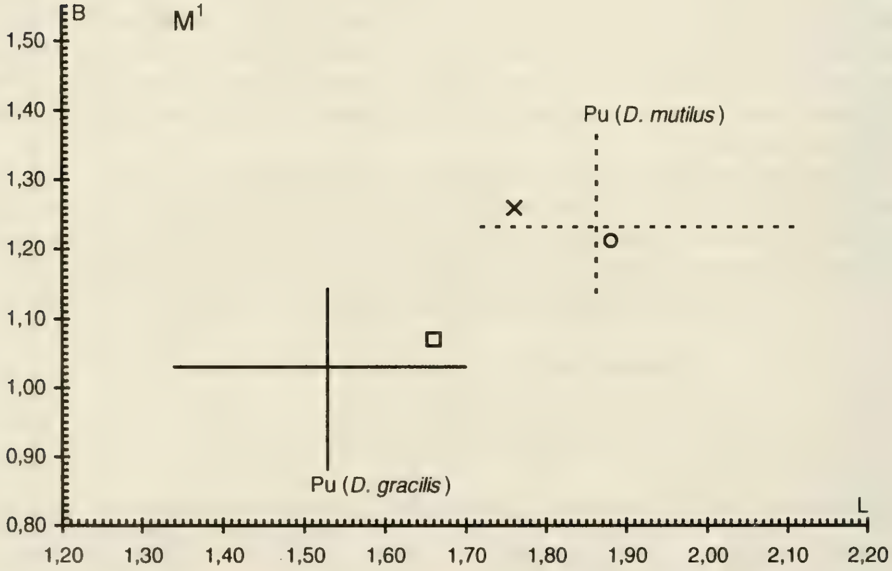


Abb. 24. *Democricetodon mutilus* und *Democricetodon gracilis* – Längen-Breiten-Diagramm der M^1 der Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf (x: *D. mutilus*, n=1) und Wannenwaldtobel 2 (o: *D. mutilus*, n=1; □: *D. gracilis*, n=1). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *D. mutilus* (n=37) bzw. *D. gracilis* (n=63) der Fundstelle Puttenhausen (Pu) eingezeichnet (Pu nach Wu 1982).

scheidet sich *D. mutilus* von der sonst sehr ähnlichen Art *D. affinis*, die in der OSM bislang unbekannt ist. Eine weitere ähnliche Art, *D. franconicus*, weist gegenüber *D. mutilus* etwas geringere Zahngrößen und durchschnittlich längere Mittelsporne auf.

Die vorliegenden M_1, M_2 und M^1 zeigen stets sehr kurze bis mittellange Mittelsporne. Lediglich vom Wannenwaldtobel gibt es einen M^2 mit langem Mesoloph. Keiner der M_1 bzw. M^1 weist einen vorderen Quersporn auf. Das linguale Anterolophid der M_2 fehlt oder ist nur als sehr kurzer Sporn entwickelt. An einem M_2 ist die labiale Kante des Metaconid-Hinterabhangs deutlich ausgebildet und mit der Basis des Mesolophids verbunden. Der Metalophulus der vorliegenden oberen Molaren verläuft transversal oder ist rückwärts gerichtet. An einem M^1 und M^2 vom Wannenwaldtobel ist ein doppelter Protolophulus ausgebildet. Der vordere Protolophulus-Ast des M^1 ist rückwärts gerichtet und mit der lingualen Basis des Paraconus verschmolzen.

Metrisch liegen die Zähne vom Wannenwaldtobel und von Edelbeuren-Maurerkopf im unteren Drittel des Größenbereiches von *D. mutilus* aus der OSM Bayerns; so befinden sich die Meßwerte innerhalb der Variationsbreite der Fundstelle Puttenhausen, die viel Material geliefert hat (M^1, siehe Abb. 24). Auch morphologisch stimmen die vorliegenden Stücke gut mit den Zähnen der bayerischen Fundstellen überein.

Genus *Eumyarion* Thaler 1966

Die Gattung *Eumyarion* ist an vielen Fundstellen der OSM vertreten. Nach Bolliger (1994) können die dort vorkommenden Arten folgenden „Entwicklungsreihen“ zugeordnet werden: *E. bifidus*-, *E. weinfurteri-latior*- und *E. medius*-Formenkreis. Das bisher untersuchte Zahnmaterial von *Eumyarion* zeigt, daß die Variabilität dieser Gattung sowohl in den Zahnstrukturen als auch in den Dimensionen verhältnismäßig groß ist. Relativ gut gesicherte Bestimmungen sind nur statistisch mit großen Materialmengen durchführbar. Die vorgenommene Zuordnung der *Eumyarion*-Zähne von Edelbeuren-Maurerkopf ist deshalb mit gewissem Vorbehalt versehen.

Eumyarion cf. *medius* (Lartet 1851)

Taf. 7, Fig. 12 und Taf. 8, Fig. 1–4

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:

Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46547, 46548; 9 Einzelzähne, 2 bezahnte Unterkiefer-Fragmente)

M_1 sin.	2,03x1,18	M^1 sin.	2,16x1,43
M_2 dext.	1,69x1,31	M^2 sin.	> 1,19x > 1,23
M_2 dext.	1,68x1,23	M^2 sin.	1,46x1,33
M_3 dext.	1,40x1,10	M^3 sin.	0,99x1,02
M_3 dext.	1,52x1,23		
Mand.-Fragm. sin. mit M_1	1,99x1,23		
Mand.-Fragm. dext. mit M_1	1,93x1,25		

Tab. 8. Statistische Zahnwerte für *Eumyarion* cf. *medius*, Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf.

Position	M_1		M_2		M_3		M^1		M^2		M^3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	3	3	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1
min.	1,93	1,18	1,68	1,23	1,40	1,10	2,16	1,43	1,46	1,33	0,99	1,02
Mittelwert	1,98	1,22	1,69	1,27	1,46	1,17	2,16	1,43	1,46	1,33	0,99	1,02
max.	2,03	1,25	1,69	1,31	1,52	1,23	2,16	1,43	1,46	1,33	0,99	1,02

Das Zahnmaterial von Edelbeuren-Maurerkopf zeigt im wesentlichen Merkmale, die für *Eumyarion medius* (locus typicus: Sansan; MN 6) charakteristisch sind. Von der nahestehenden, morphologisch sehr ähnlichen Form *E. weinfurteri* bzw. *E.* cf. *weinfurteri* (z.B. Puttenhausen, Wu 1982) können die vorliegenden Zähne durch ihre deutlich größeren Dimensionen getrennt werden. Anhand folgender zahnmorphologischer Befunde läßt sich die am Maurerkopf vorkommende Art auch einigermassen von den etwa gleichgroßen Arten *E. bifidus* (OSM von Bayern; Fahlbusch 1964, Wu 1982, Heissig 1989a+b, Boon 1991) und *E. latior* (Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March; Schaub & Zapfe 1953) unterscheiden:

Das Metaconid ist an den drei M_1 weitgehend isoliert. An seiner Vorder- und Rückseite zeigt es scharfe Kanten (vor allem an den „frischen“ Zähnen), wobei die Vorderkante (Metalophulid) stets mit dem Lingualende des Anteroconids verbunden ist. Nur an einem M_1 ist ein Anterolophid sowie ein kurzer, selbständiger Hy-

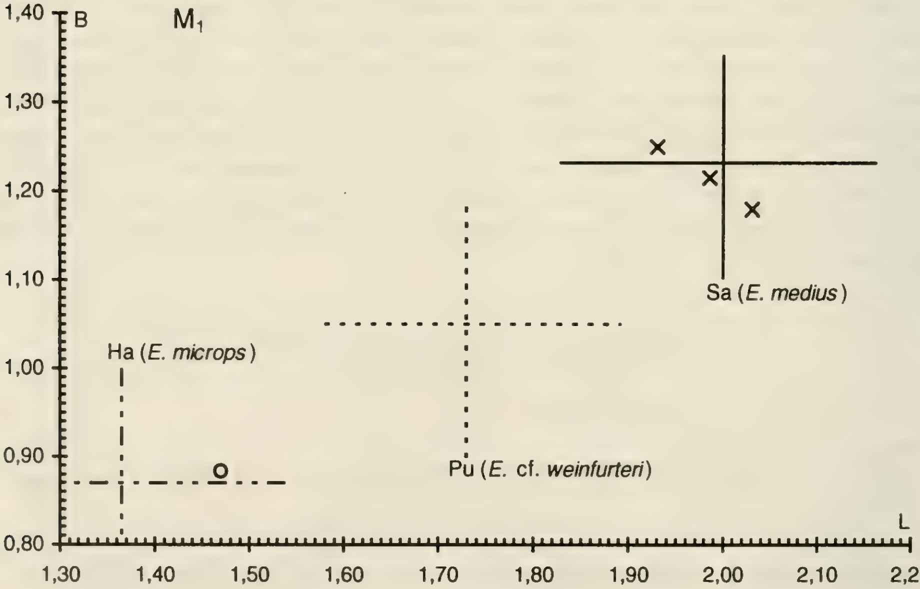


Abb. 25. *Eumyarion* cf. *medius* und *Eumyarion* sp. – Längen-Breiten-Diagramm der M_1 der Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf (x, n=3) und Wannenwaldtobel 2 (o, n=1). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *E. medius* der Fundstelle Sansan (Sa, n=60), von *E.* cf. *weinfurteri* der Fundstelle Puttenhausen (Pu, n=24) sowie von *E. microps* der Fundstelle Harami 1 (Ha, n=70) eingezeichnet (Sa nach Baudelot 1972, Pu nach Wu 1982 und Ha nach de Bruijn & Sarac 1991).

poconid-Hinterarm ausgebildet. An den anderen unteren Molaren mündet der Hypoconid-Hinterarm unmittelbar in das Posterolophid ein. Der schräg rückwärts verlaufende Protoconid-Hinterarm ist an zwei M_1 halblang und mit der labialen Kante des Metaconid-Hinterabhangs verknüpft; in einem Fall erstreckt sich der Protoconid-Hinterarm bis zum lingualen Zahnrand. Das Ectolophid der M_1 ist niemals unterbrochen; an den M_2 und M_3 verläuft es diagonal nach hinten. Der Anteroconus des M^1 ist jochförmig und ungeteilt. Dieser Zahn zeigt einen vorderen Quersporn, der mit dem Labialende des Anteroconus verwachsen ist. Der Mesoloph des M^1 ist zwar relativ lang, er reicht jedoch nicht bis zum Zahnrand. An den beiden M^2 ist ein einfacher Protolophulus vorhanden. Der M^3 zeigt eine ovale, ungeteilte Lingualgrube.

Neben den morphologischen Merkmalen stimmen die Funde von Edelbeuren-Maurerkopf auch metrisch gut mit *Eumyarion medius* überein. Die Längen-/Breitenwerte liegen im Größenbereich der Typuslokalität Sansan (M_1 siehe Abb. 25) – lediglich der M^3 hat demgegenüber etwas zu geringe Maße. Aufgrund der geringen zur Zeit vorliegenden Zahnmenge wird die Bestimmung als *Eumyarion* cf. *medius* vorgenommen.

Eumyarion sp.

Taf. 8, Fig. 5

Fundstelle: Wannenwaldtobel 2

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46549; 1 Einzelzahn)
M_1 dext. 1,47x0,88

Ein teilweise beschädigter Einzelzahn vom Wannenwaldtobel gehört zur Gattung *Eumyarion*. Er zeigt ein Mesolophid, das bis zum Zahnrand reicht, außerdem ein langes Ectomesolophid. Da die Größe dieses Zahnes mit keiner mir bekannten mitteleuropäischen *Eumyarion*-Art übereinstimmt (anhand der Dimensionen muß eine sehr kleine Form vorliegen), wird dieser vorerst nur als *Eumyarion* sp. bestimmt. Die geringe Größe des Fundstückes kann auch allein durch die schlechte Erhaltung der Zahnkrone nicht erklärt werden. Die Längen-/Breitenwerte liegen unterhalb der Variationsbreite von *E.* cf. *weinfurteri* von Puttenhauen, im Größenbereich von *E. microps* der türkischen Fundstelle Harami 1 (siehe Abb. 25).

Genus *Cricetodon* Lartet 1851

Cricetodon aff. *meini* Freudenthal 1963

Taf. 8, Fig. 6–10 und Taf. 9, Fig. 1

Fundstellen: Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46550; 3 Einzelzähne)
M_1 sin. 2,66x1,70
M_1 sin. 2,53x1,60
M_2 sin. 2,20x1,78
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46551; 4 Einzelzähne)
M_1 sin. 2,43x1,51 M_3-Fragm. sin. $-x > 1{,}47$
M_2 sin. 2,24x1,76 M^3 dext. 1,65x1,73

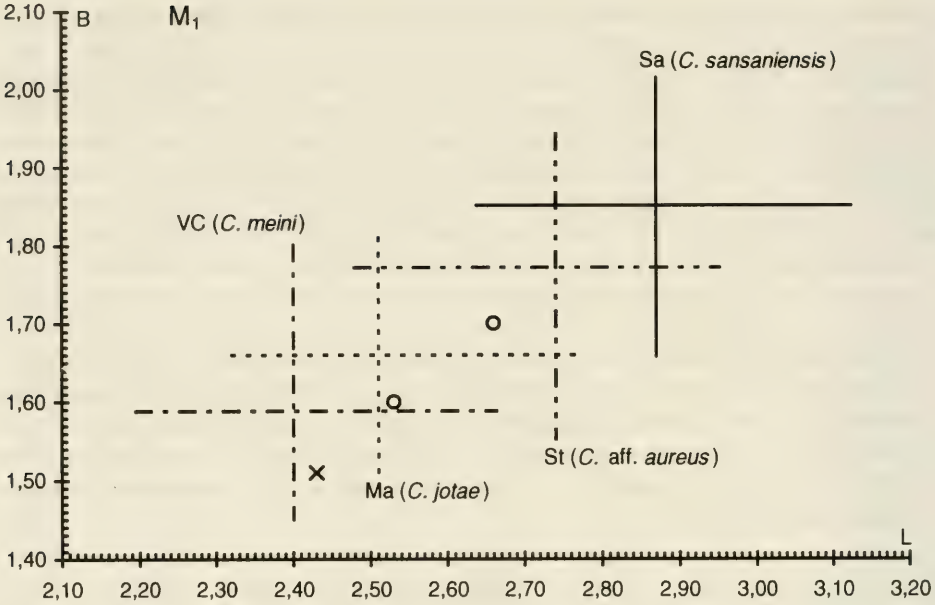


Abb. 26. *Cricetodon* aff. *meini* – Längen-Breiten-Diagramm der M_1 der Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf (x, n=1) und Wannenwaldtobel 2 (o, n=2). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *C. meini* der Fundstelle Vieux-Collonges (VC, n=28), von *C. jotae* der Fundstelle Manchones (Ma, n=41), von *C.* aff. *aureus* der Fundstelle Steinberg (St, n=30) sowie von *C. sansaniensis* der Fundstelle Sansan (Sa, n=30) eingezeichnet (VC, Ma nach Freudenthal 1963; St, Sa nach Bolliger 1994).

Die Einzelzähne entsprechen metrisch und morphologisch am besten der Art *Cricetodon meini* – die Längen-/Breitenwerte liegen im Größenbereich der Typuslokalität Vieux-Collonges (MN 4b und MN 5). Die Werte der M_1 stimmen zwar mit *C. jotae* von Manchones (Freudenthal 1963: 73 und 1966: 299) ebenfalls gut überein, jedoch ist die Zugehörigkeit zu dieser Art aufgrund der Ausbildung der Vorjochkanten sowie der Größe der M_2 recht unwahrscheinlich.

Die beiden M_1 vom Wannenwaldtobel weisen nur rückwärts gerichtete Vorjochkanten (Metalophulid II) auf. Vorwärts gerichtete Vorjochkanten (Metalophulid I), die an der Fundstelle Manchones (*C. jotae*) häufig vorkommen, fehlen hier. Nach Schaub (1925) wird dies als verhältnismäßig altertümliches Merkmal betrachtet, da die nach vorne gerichtete Vorjochkante am M_1 bei jüngeren Formen häufiger auftritt als bei älteren Formen. Ein „frischer“, relativ hochkroniger M_1 vom Maurerkopf zeigt neben der rückwärts gerichteten Metaconid-Verbindung auch eine vorwärts weisende Vorjochkante, die allerdings nur kurz ist und nicht bis zum Anteroconid reicht. Die Nachjochkante (Hypolophulid) der M_1 ist diagonal nach vorne gerichtet; das Sinusid biegt schwach nach vorne um. Das Mesolophid ist kurz oder fehlt; das Ectomesolophid der M_1 ist unterschiedlich gut entwickelt: es ist sehr kurz bzw. reicht bis zum labialen Zahnrand. An den M_2 verläuft das Sinusid transversal oder biegt nach vorne um. Die Vorjochkante mündet stets in das Lingualende des Anteroconids ein. Die Nachjochkante ist – wie die Vorjochkante – vorwärts gerichtet. Das Mesolophid der M_2 ist kurz und gegen den Hinterabhang des Metaconids gerichtet.

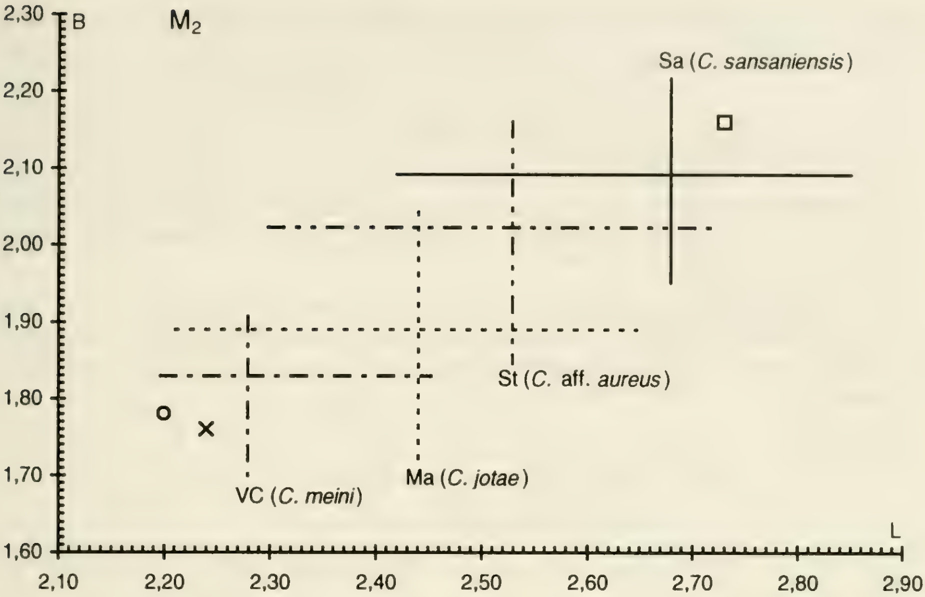


Abb. 27. *Cricetodon* aff. *meini* und *Cricetodon* cf. *sansaniensis* – Längen-Breiten-Diagramm der M_2 der Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf (x, n=1), Wannenwaldtobel 2 (o, n=1) und Bonlanden (□, n=1). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *C. meini* der Fundstelle Vieux-Collonges (VC, n=26), von *C. jotae* der Fundstelle Manchones (Ma, n=35), von *C.* aff. *aureus* der Fundstelle Steinberg (St, n=30) sowie von *C. sansaniensis* der Fundstelle Sansan (Sa, n=28) eingezeichnet (VC, Ma nach FREUDENTHAL 1963; St, Sa nach BOLLIGER 1994).

Das vorliegende *Cricetodon*-Material der Fundstellen Wannenwaldtobel und Edelbeuren-Maurerkopf ist zwar recht spärlich, dennoch ist die vorgenommene Zuordnung anhand der morphologischen Befunde und der Größenmaße (siehe Abb. 26 und 27) gut zu vertreten.

Cricetodon cf. *sansaniensis* LARTET 1851

Taf. 9, Fig. 2

Fundstelle: Bonlanden

Material und Maße:
Bonlanden (SMNS 46552; 1 Einzelzahn)
M_2 sin. 2,73x2,16

Die Fundstelle Bonlanden lieferte einen einzelnen M_2 der Gattung *Cricetodon*, dessen Längen-/Breitenmaße erheblich über den Meßwerten der M_2 vom Wannenwaldtobel und von Edelbeuren-Maurerkopf liegen. An dem Zahn fällt vor allem ein vorwärts weisender Sporn am Vorderabhang des Entoconids auf, wie er auch bei der Art *C. sansaniensis* vorkommt (z.B. am Paralectotypus von Sansan, siehe FAHLBUSCH 1964: 15). An der Fundstelle Bonlanden kommt somit eine gegenüber *C. meini* bzw. *C. jotae* größere Art vor. Die metrischen Werte befinden sich im Größenbereich von *C. sansaniensis* der Typuslokalität Sansan (siehe Abb. 27). Da der vorliegende Zahn auch morphologisch gut zu *C. sansaniensis* paßt, wird er in die Nähe dieser Art gestellt.

Cricetodon sp.

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46553; 1 unbezahntes Unterkiefer-Fragment)
  Mand.-Fragm. sin. (unbezahnt)

Ein am Maurerkopf gefundener Unterkieferast kann wegen seiner Größe zur Gattung *Cricetodon* gestellt werden; das Fundstück erlaubt allerdings nur eine generische Zuordnung. Vermutlich gehört es zu der bereits oben beschriebenen Form *C.* aff. *meini.*

4.4. Ordnung Lagomorpha Brandt 1855

Familie Ochotonidae Thomas 1897

Genus *Prolagus* Pomel 1853

Prolagus oeningensis (König 1825)

Taf. 9, Fig. 3–10

Fundstellen: Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Maurerkopf

Material:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46554; 15 Einzelzähne)
  P_3-Fragm. sin., M_2 sin.
  P^2-Fragm. dext., P^3 dext.,
  11 Einzelzähne (?P^4, M^1-M^2)
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46555; 36 Einzelzähne, 5 Unterkiefer-Fragmente)
  D_3 sin., D_3 dext., 3 P_3 sin., 2 P_3-Fragm. sin., P_3 dext., P_3-Fragm. dext.
  5 Einzelzähne (P_4, M_1-M_2), 5 Mand.-Fragm. (teilweise bezahnt)
  2 $P^{2/3}$ sin. (Zahnkeime), P^3 sin., 3 P^4 sin., 3 P^4 dext.
  13 Einzelzähne (M^1-M^2)

Die Bezahnungen von *Prolagus oeningensis* stellen bei weitem die häufigsten Pfeifhasenreste der Oberen Süßwassermolasse in Süddeutschland dar. Darüber hinaus können sie mit zu den häufigsten Säugetiernachweisen mittelmiozäner Fundstellen angesehen werden. Die Art gehört zur Familie der Ochotoniden, von der heute noch Vertreter in Asien und Nordamerika (Gattung *Ochotona*) leben.

Die Bestimmung des Zahnmaterials vom Wannenwaldtobel und von Edelbeuren-Maurerkopf wurde vor allem aufgrund der Morphologie der P_3 (isolierte Vorderpfeiler, Hinterlobus-Sporne) und P^3 (dreieckiger Umriß, dadurch von der mehr ovalen Form von *Pr. vasconiensis* unterscheidbar; Roman & Viret 1934: 28) vorgenommen, untergeordnet auch wegen relativ häufig vorkommender Altstrukturreste an den Oberkieferzähnen. Von Edelbeuren-Maurerkopf liegen zwei D_3 vor, die ebenfalls recht gut *Prolagus oeningensis* zugeordnet werden können. Da an den beiden Fundstellen bisher nur eine Pfeifhasen-Art nachgewiesen ist, werden die übrigen Ochotoniden-Reste von dort ebenfalls zu *Pr. oeningensis* gestellt.

Ochotonidae indet.

Fundstellen: Edelbeuren-Schlachtberg, Bonlanden, Auttagershofen

Material: SMNS 46556; 4 Zahnfragmente

Jeweils ein Zahnfragment der Fundstellen Bonlanden und Auttagershofen sowie zwei Zahnfragmente von Edelbeuren-Schlachtberg belegen zwar das ehemalige Vorkommen von Pfeifhasen, jedoch kann das sehr spärliche Material nicht näher bestimmt werden.

4.5. Ordnung Carnivora Fissipeda BLUMENBACH 1791

Familie Mustelidae SWAINSON 1835
Unterfamilie Melinae BURMEISTER 1850

Genus *Trocharion* F. MAJOR 1903

Trocharion albanense F. MAJOR 1903

Taf. 10, Fig. 3

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46557; 1 Einzelzahn, 2 Knochenreste)
P^4 dext. 7,1x5,9
Mand.-Fragm. dext. (unbezahnt)
Humerus-Fragm. dext. (distales Drittel)

Ein dreiwurzeliger oberer Prämolar vom Maurerkopf belegt das Vorkommen des marderartigen Raubtieres *Trocharion albanense*, dessen Reste in Mitteleuropa sehr selten zu finden sind. Zwei – oben genannte – Knochenfragmente stammen vermutlich ebenfalls von dieser Art. Die Gattung *Trocharion* gehört zu einer Tiergruppe, die heute durch die Honigdachse vertreten wird. Sie kommen ausschließlich in warmen, subtropischen bis tropischen Gebieten vor.

Unterfamilie Mustelinae GILL 1872

Genus *Proputorius* FILHOL 1890

Proputorius aff. *sansaniensis* FILHOL 1890

Taf. 10, Fig. 1

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46558; 1 Unterkiefer-Fragment mit 4 Zähnen)
Mand.-Fragm. sin. mit P_3-M_2:

P_3 sin.	4,1x2,0	L P_3-P_4	9,0 (Zahnreihe)
P_4 sin.	5,2x2,6	L P_3-M_2	19,6 (Zahnreihe)
M_1 sin.	7,2x3,6	H des Mand.-Fragm. am Hr. des M_1	7,3
M_2 sin.	3,1x2,7	B des Mand.-Fragm. am Hr. des M_1	3,5

Ein bezahntes Unterkiefer-Fragment kann anhand der Dimensionen und wegen der charakteristischen gestreckten Form des M_1 (mit langem Talonid, L_{labial}: 3,0 mm) zur Gattung *Proputorius* gestellt werden. Der M_1 vom Maurerkopf ist etwas kürzer als die von GINSBURG (1961) beschriebenen Fundstücke von *Prop. sansaniensis* aus

Sansan (minimale Länge des M_1 dort 7,9 mm). Größenmäßig liegt er zwischen der Art aus Sansan und *Prop. medius* aus Can Llobateres (MN 9). Die Morphologie des horizontalen Kieferastes und der Bezahnung stimmt gut mit den Stücken der Fundstelle Sansan überein, so daß die Bestimmung als *Proputorius* aff. *sansaniensis* vorgenommen wird.

Mustelidae indet.

Taf. 10, Fig. 5

Fundstelle: Edelbeuren-Schlachtberg

Material und Maße:
Edelbeuren-Schlachtberg (SMNS 46559; 1 Einzelzahn)
C inf. sin. 7,2x4,6x14,2(LxBxH)

Der untere Canin vom Schlachtberg weist eine gleichmäßig zurückgebogene Krone auf, welche auf der Lingualseite zwei schwache Längskanten besitzt. Die vordere Längskante biegt kurz vor der Kronenbasis nach hinten ab. Eine Längsfurche auf der Labialseite der Krone, wie sie etwa bei *Semigenetta* vorkommt, ist nicht erkennbar. Gestalt und Größe des vorliegenden Zahnes passen recht gut zu *Martes* von Sansan (Ginsburg 1961) sowie zu *Mionictis* von Artenay (Ginsburg 1968), so daß er vermutlich einer der beiden Gattungen angehört.

Familie Viverridae Gray 1821

Genus *Semigenetta* Helbing 1927

Semigenetta sansaniensis (Lartet 1851)

Taf. 10, Fig. 4

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46560; 1 Unterkiefer-Fragment mit 5 Zähnen)
Mand.-Fragm. sin. mit P_1-M_1:

P_1 sin.	2,7x1,5	L P_1-P_4	25,6 (Zahnreihe)
P_2 sin.	5,2x2,1	L P_1-M_1	34,6 (Zahnreihe)
P_3 sin.	6,9x2,7	L P_1-$M_{2(\text{Alveolenrand})}$	38,0 (Alveolenrandmaß)
P_4 sin.	7,4x3,2	H des Mand.-Fragm. am Hr. des M_1	14,3
M_1 sin.	9,4x4,7	B des Mand.-Fragm. am Hr. des M_1	6,2

Ein weiteres Raubtier, das durch einen bezahnten Mandibelast belegt ist, stellt die Schleichkatze *Semigenetta* dar. Charakteristisch für die Gattung ist am M_1 das reduzierte Talonid, welches im Vergleich mit dem Trigonid wesentlich kürzer und schlanker ist. Das Protoconid ist der höchste Hügel des Zahnes. Im Talonid des Reißzahnes ist kein eigentlicher Hügel ausgebildet; je eine akzessorische Schmelzverdickung ist jedoch am labialen und lingualen Talonidrand vorhanden. Metrisch liegt der M_1 von Edelbeuren-Maurerkopf im Überlappungsbereich von *S. sansaniensis* und *S.* aff. *sansaniensis* (siehe Heizmann 1973: 68). Gegenüber den Fundstücken von Sansan und Steinheim a. A. ist der vorliegende M_1 zwar etwas kürzer, er befindet sich aber noch innerhalb des Größenbereiches von *S. sansaniensis* der Fundstelle La Grive (siehe Abb. 28). Morphologisch ist die Edelbeurener *Semigenetta*-Form mit denjenigen von Sansan (z.B. Ginsburg 1961: 133) und Steinheim a. A. (z.B. SMNS 5083) weitgehend identisch.

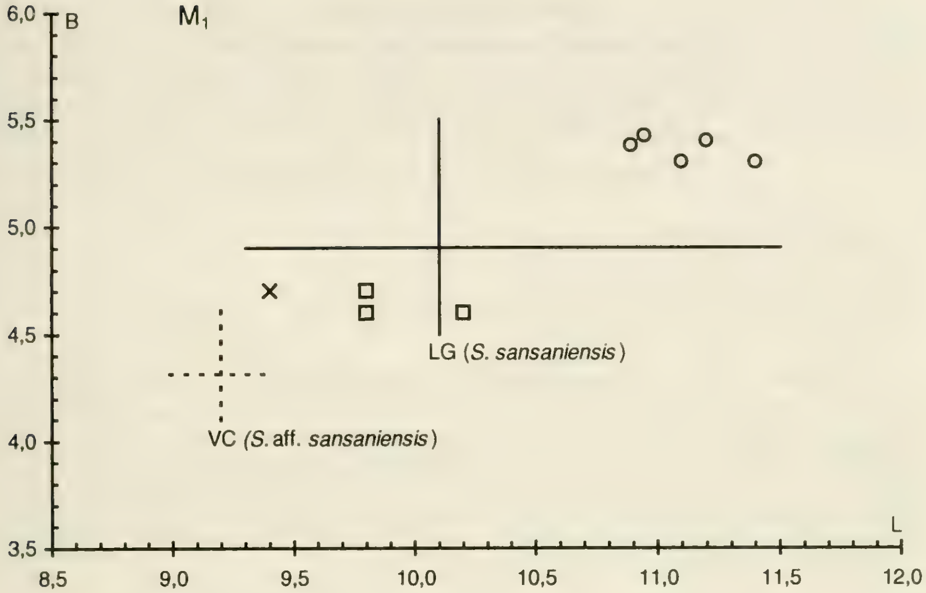


Abb. 28. *Semigenetta sansaniensis* – Längen-Breiten-Diagramm der M_1 von Edelbeuren-Maurerkopf (x, n=1), Sansan (☐, n=3) und Steinheim a. A. (o, n=5). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *S. sansaniensis* der Fundstelle La Grive (LG, n=12) und von *S.* aff. *sansaniensis* der Fundstelle Vieux-Collonges (VC, n=5) eingezeichnet (Sansan, Steinheim, LG, VC nach Heizmann 1973).

Die Schleichkatzen der Gattung *Semigenetta* sahen wahrscheinlich sehr ähnlich aus wie die heutigen Ginsterkatzen, die in Nordafrika, Spanien und Südfrankreich vorkommen. *Semigenetta* hatte wohl auch eine sehr ähnliche Lebensweise wie diese Tiere.

Viverridae indet. vel Mustelidae indet.

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46561; 1 unbezahntes Unterkiefer-Fragment, 1 Zahnfragment)
Mand.-Fragm. sin. (unbezahnt):
L $P_{1(\text{Alveolenrand})}$-$P_{4(\text{Alveolenrand})}$ 19,9 (Alveolenrandmaß)
H des Mand.-Fragm. am Hr. der P_4-Alveole 7,8
B des Mand.-Fragm. am Hr. der P_4-Alveole 2,7
M_1-Fragm. dext. $- x > 1,9$

Ein zahnloses Mandibel-Bruchstück und ein fragmentarischer M_1 vom Maurerkopf können nur als Viverridae indet. oder Mustelidae indet. bestimmt werden (für Felidae sind die Reste zu klein). Das Unterkiefer-Fragment zeigt große Ähnlichkeit (Gestalt, Größe, Alveolenabstände) mit entsprechenden Fundstücken der Viverriden-Gattung *Jourdanictis* (z.B. Viret 1951: 74).

Familie Felidae Gray 1821
Unterfamilie Nimravinae Trouessart 1885

Genus *Prosansanosmilus* Heizmann et al. 1980 vel
Genus *Sansanosmilus* Kretzoi 1929

Prosansanosmilus sp. vel *Sansanosmilus* sp.
Taf. 10, Fig. 2

Fundstelle: Tobel Oelhalde-Süd

Material und Maße:
Tobel Oelhalde-Süd (SMNS 46562; 1 Einzelzahn)
  C inf. sin. 8,2x5,3x13,0(LxBxH)

Ein unterer Canin vom Tobel Oelhalde-Süd gehört in den Formenkreis der Gattungen *Prosansanosmilus* und *Sansanosmilus*. Er wird jedoch nicht näher bestimmt, da die unteren Eckzähne der beiden Gattungen sowohl metrisch als auch morphologisch kaum zu unterscheiden sind. Die Zahnkrone weist zwei feingezähnelte Längskanten (lingual und posteromedian) auf, wie sie auch an den Eckzähnen von *Pros. peregrinus* aus Langenau 1 (Heizmann et al. 1980) sowie von *S. palmidens* aus Sansan (Ginsburg 1961) zu erkennen sind.

Carnivora div. indet.

Fundstellen: Edelbeuren-Schlachtberg, Edelbeuren-Maurerkopf

Material:
Edelbeuren-Schlachtberg (SMNS 46563–46565; 3 Knochenreste)
  Mand.-Fragm. sin. (unbezahnt)
  Ulna-Fragm. dext. (proximale Hälfte)
  Schwanzwirbel-Fragm. (Vertebra caudalis)
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46566; 2 Knochenreste)
  Metapodial-Fragm. (distales Drittel)
  Metapodial-Fragm. (proximale Hälfte)

Drei Fundstücke von Edelbeuren-Schlachtberg lassen sich zwar als Carnivoren-Reste ansprechen, eine genauere Bestimmung ist aufgrund der fragmentarischen Erhaltung jedoch nicht möglich. Das unbezahnte Kiefer-Bruchstück könnte von *Trocharion* stammen, welches bereits an der Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf nachgewiesen ist. Von dort liegt auch ein distales Metapodial-Fragment vor, das gut mit einem entsprechenden Fund von *Ischyrictis* aus Steinheim a. A. übereinstimmt. Das proximale Metapodial-Fragment gehört zu einem größeren Carnivoren, wobei die Dimensionen des Fundstückes zur Steinheimer *Hemicyon*-Art (Heizmann 1973: 37) passen würden. Solange aber kein weiteres Material vorliegt, lassen sich auch die beiden Reste vom Maurerkopf ebenfalls nur als Carnivora indet. bestimmen.

4.6. Ordnung Perissodactyla Owen 1848

Familie Chalicotheriidae Gill 1872

Die Vertreter dieser ausgestorbenen Unpaarhufer-Familie sind im allgemeinen sehr seltene Bestandteile miozäner Faunen. Im europäischen Miozän existierten mehrere Gattungen nebeneinander, die verschiedenen Entwicklungsreihen angehören: *Chalicotherium*, *Macrotherium*, *Phyllotillon*. Sehr wahrscheinlich waren die Chalicotheriiden Waldtiere, die sich von Blättern, Knospen und Früchten ernährten (niederkronige Backenzähne). Besonders auffallend sind die krallenartigen Endphalangen dieser Tiere (deswegen auch die deutsche Bezeichnung „Krallentiere"), die wohl beim Nahrungserwerb wie auch als Verteidigungswaffe bedeutsam waren (HEIZMANN et al. 1996: 41).

Chalicotheriidae indet.

Taf. 10, Fig. 6

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46567; 1 Zahnfragment)
$P^{3/4}$-Fragm. sin. keine Maße

Ein schwach zugerundetes Zahnfragment vom Maurerkopf stimmt morphometrisch am besten mit den P^3 bzw. P^4 von Chalicotheriiden überein. Am vorliegenden Stück ist nur die linguale Zahnhälfte erhalten. Sie zeigt einen kräftigen Innenhöcker (Protoconus), von dem ein Grat (Metaloph) zum Lingualabhang des Metaconus zieht. Am distalen Zahnrand ist ein kräftiges Cingulum ausgebildet, das durch eine tiefe Furche von der übrigen Krone abgesetzt ist. Von der distalen Flanke des Metaconus zieht ein Grat zum Cingulum herab. Die linguale Wurzel unter dem Protoconus ist mit der distalen Außenwurzel verschmolzen. Eine solche Wurzelverschmelzung kommt z.B. an den oberen Prämolaren von *Chalicotherium grande* aus Neudorf a. d. March (Slowakei) vor (ZAPFE 1979: 31). Zu dieser Art würden auch die Dimensionen des vorliegenden Zahnes gut passen. Wegen der fragmentären Erhaltung wird aber selbst von einer generischen Zuordnung abgesehen.

Familie Rhinocerotidae OWEN 1845

Genus *Brachypotherium* ROGER 1904

Brachypotherium gehört zur Gruppe der kurzbeinigen Nashörner und stellt eine sehr große, hornlose sowie kurzschädelige Gattung dar. Vermutlich war *Brachypotherium* vorwiegend ein Bewohner des trockeneren Hochwaldes. Es waren Tiere, die wohl überall existieren konnten, außer in der Savanne und im feuchten Sumpfwald (HEISSIG 1984: 70).

Brachypotherium brachypus (LARTET 1848)

Taf. 10, Fig. 8

Fundstelle: Tobel Oelhalde-Nord 1

Material und Maße:
Tobel Oelhalde-Nord 1 (SMNS 46568; 1 Zahnfragment)
$M^{1/2}$-Fragm. sin. > 46,4x > 48,0

Das vorliegende Fundstück vom Tobel Oelhalde-Nord (Brockhorizont, siehe Kap. 2.1.2.) – ein Oberkiefermolar, an dem nur die Außenwand, der Ectoloph, fehlt – kann aufgrund seiner Größe und Gestalt eindeutig zur Nashorn-Art *Brachypotherium brachypus* gestellt werden. Die erhaltene Zahnkrone weist ein durchgehendes kräftiges Innencingulum auf. Sekundärsporne wie Crista und Crochet sind nicht ausgebildet.

Rhinocerotidae indet.

Taf. 10, Fig. 7

Fundstellen: Tobel Oelhalde-Süd, Binnrot, Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Tobel Oelhalde-Süd (SMNS 46569; 1 Zahnfragment)
  P?/M?-Fragm. sin. keine Maße
Binnrot (SMNS 46570, 46571; 2 Knochenreste)
  Pelvis-Fragm. (mit Gelenkpfanne)
  Metapodial-Fragm. (mit proximalem Gelenk)
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46572; 9 Knochenreste)
  2 Costae 78cm; 80cm(L)
  6 Costa-Fragm.
  Radius-Fragm. dext. (mit fragmentärem proximalem Gelenk)

Aus dem Tobel Oelhalde-Süd stammt ein Zahnfragment, welches nur eine grobe Zuordnung zur Familie Rhinocerotidae ermöglicht. Dies gilt auch für die Pelvis- und Metapodial-Bruchstücke der Fundstelle Binnrot. Weitere Reste eines unbestimmten Nashorns fanden sich in der Sandgrube am Maurerkopf bei Edelbeuren: zwei Costae sowie Costa- und Radiusfragmente, die relativ dicht beieinander in der Fundschicht lagen und vermutlich einem Individuum angehören (ein Fundstück davon zeigt Abb. 38). Ohne zugehörige Bezahnungen kann eine nähere Bestimmung der vorliegenden Knochenfunde nicht vorgenommen werden.

cf. Rhinocerotidae indet.

Fundstellen: Edelbeuren-Schlachtberg, Heselsberg-Baustelle Remmele

Material und Maße:
Edelbeuren-Schlachtberg (SMNS 46573; 1 Knochenrest)
  unbestimmtes Knochen-Fragm.
Heselsberg-Baustelle Remmele (SMNS 46574; 2 Knochenreste)
  2 unbestimmte Knochen-Fragm.

Die beiden oben genannten Fundstellen lieferten drei größere Knochenreste, die allerdings äußerst fragmentarisch bzw. stark abgerollt sind. Sie können aufgrund ihrer Dimensionen mit Vorbehalt ebenfalls zur Familie Rhinocerotidae gestellt werden.

4.7. Ordnung Artiodactyla Owen 1848

Familie Suidae Gray 1821
Unterfamilie Hyotheriinae Cope 1888

Genus *Hyotherium* H. von Meyer 1834

Hyotherium cf. *soemmeringi* H. von Meyer 1834

Taf. 11, Fig. 3–5

Fundstelle: Edelbeuren-Schlachtberg

Material und Maße:
Edelbeuren-Schlachtberg (SMNS 46575–46577; 3 Einzelzähne, 2 Zahnfragmente)

I_1 dext.	9,7x6,8x13,5(LxBxH)
C inf. sin. (männlich)	64,6(H, Sehne), 12,1($Ø_{max.}$)
C-Fragm. inf. sin. (distal)	keine Maße
P_1 sin. / P^1 dext.	> 10,6x 5,8
M_1-Fragm.	– x10,0

Ein M_1-Fragment und ein etwas beschädigter Zahn (Schmelzbedeckung auf der distalen Zahnhälfte nicht erhalten), der aufgrund seiner Gestalt und Größe sowie dem Abstand der beiden Wurzeläste als P_1 oder P^1 angesprochen werden kann, zeigen gute Übereinstimmung mit Vergleichsmaterial von *Hyotherium soemmeringi* aus Sandelzhausen (z.B. SMNS 45539: Mandibel-Abguß und SCHMIDT-KITTLER 1971). *Conohyus simorrensis* kann ausgeschlossen werden, da der vorliegende Prämolar gegenüber dieser Art verhältnismäßig kurz und breit ist. Weitere Fundstücke – ein Schneidezahn und ein vollständiger Hauer eines Ebers – passen morphometrisch ebenfalls gut zur Art *H. soemmeringi* (vgl. HELLMUND 1991). Da aber keine vollständigen Funde oberer oder unterer Molaren vorliegen, die für eine exakte systematische Zuordnung hilfreich wären, werden die Reste als *Hyotherium* cf. *soemmeringi* bestimmt.

Hyotherium soemmeringi (locus typicus: Georgensgmünd in Mittelfranken; MN ?6, vgl. HEIZMANN 1999) zählt zu den verbreitetsten und bekanntesten Suidenarten des europäischen Miozäns. Reste dieser Art finden sich u.a. in der OSM von Bayern und der Schweiz sowie in mittelmiozänen Braunkohlen der Steiermark (THENIUS 1956) relativ häufig. *H. soemmeringi* lebte vermutlich in waldreichen, feuchten Niederungen weiter Flußtäler.

Suidae indet.

Taf. 11, Fig. 6

Fundstellen: Tobel Oelhalde-Süd, Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Tobel Oelhalde-Süd (SMNS 46578; 1 Zahnfragment)

C-Fragm. inf. dext. (proximal)	keine Maße

Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46579, 46580; 2 Einzelzähne, 1 Knochenrest)

I^3 sin.	9,0x6,4(LxB)
?$D^{1/2}$	8,5x4,5
Metapodium (beide Gelenke beschädigt)	

Den einzigen Suidennachweis aus dem Tobel Oelhalde-Süd stellt ein proximales Stück eines unteren Eckzahnes dar, welches größenmäßig zwar gut zu *Hyotherium soemmeringi* paßt, jedoch nicht näher bestimmt werden kann. Dies gilt auch für die drei Suiden-Fundstücke, die am Maurerkopf bei Edelbeuren geborgen wurden.

Familie Cainotheriidae CAMP & VANDERHOOF 1940

Genus *Cainotherium* BRAVARD 1828

Unter den Paarhufern gehört die Gattung *Cainotherium* zu einer ausgestorbenen Tiergruppe, deren Verbreitungsgebiet auf Europa beschränkt war. In oligozänen Ablagerungen Mitteleuropas finden sich Reste der etwa hasengroßen Cainotherien verhältnismäßig häufig. Im Miozän werden sie immer seltener. Die jüngsten Reste, die man kennt, stammen aus mittelmiozänen Sedimenten des Nördlinger Rieses.

Cainotherium cf. *huerzeleri* HEIZMANN 1983

Taf. 11, Fig. 1–2

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:

Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46581; 1 Unterkiefer-Fragment mit 1 Zahn, 1 Einzelzahn)

Mand.-Fragm. sin. mit P_3	3,38x1,63
$M^{1/2/3}$ dext.	4,37x4,90

Zwei Fossilreste, ein oberer Molar sowie ein Mandibular-Fragment, lassen sich der Gattung *Cainotherium* zuordnen. Der obere Molar hat den für die Cainotherien typischen Aufbau mit fünf halbmondförmigen Hügeln, drei in der Hinter- und zwei in der Vorderhälfte des Zahnes. Eine eindeutige Bestimmung, welche Stelle der isolierte Zahn im Oberkiefer eingenommen hatte, ließ sich nicht durchführen.

Für die nähere systematische Zuordnung ist das Unterkiefer-Bruchstück mit 2-wurzeligem Prämolar wichtig. Die Gestalt der Zahnkrone sowie die Position des Zahnes im Unterkiefer ermöglicht eine Identifizierung als P_3 (geringe Abknickung des Vorderlobus, Quergrate und Lingualhügel sind nicht vorhanden, also liegt kein Milchzahn vor). Innerhalb der durch zunehmende Verkürzung des Prämolarengebisses charakterisierten Entwicklungsreihe von *C. bavaricum* bis *C. huerzeleri*

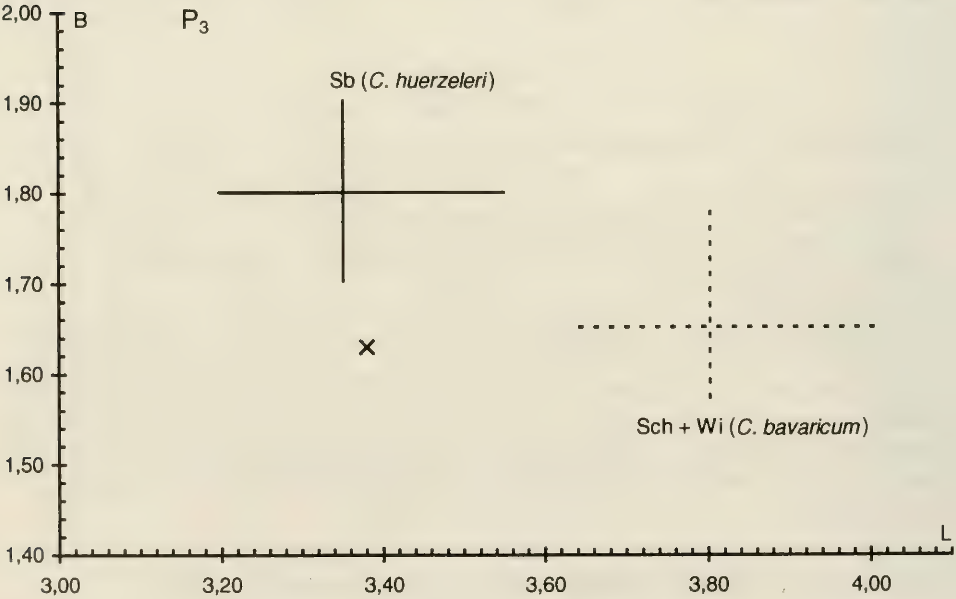


Abb. 29. *Cainotherium* cf. *huerzeleri* – Längen-Breiten-Diagramm des P_3 von Edelbeuren-Maurerkopf (x, n=1). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *C. huerzeleri* der Fundstelle Steinberg (Sb, n=6) sowie von *C. bavaricum* der Fundstellen Schnaitheim 1 und Wintershof-West (Sch + Wi, n=12) eingezeichnet (Sb nach HEIZMANN 1983, Sch + Wi nach BERGER 1959).

stimmt die Länge des vorliegenden P_3 nur mit der von HEIZMANN (1983) aufgestellten Art *Cainotherium huerzeleri* überein (siehe Abb. 29). Ein im hinteren Zahnabschnitt vom Längsgrat nach lingual abzweigender Quersporn, wie er bei *C. miocaenicum* (Fundstellen in Spanien und Frankreich; CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS 1955) und selten auch bei *C. bavaricum* (BERGER 1959) vorkommt, ist an dem Prämolar vom Maurerkopf nicht ausgebildet. Gegenüber *C. miocaenicum* zeichnet sich *C. huerzeleri* auch durch geringere Dimensionen aus.

Da die Bestimmung der Edelbeurener *Cainotherium*-Form nur auf einem Zahn beruht, wird diese als *Cainotherium* cf. *huerzeleri* vorgenommen. Die Typuslokalität von *C. huerzeleri* ist die Fundstelle Steinberg im Nördlinger Ries (MN 6).

Familie Moschidae GRAY 1821

Genus *Micromeryx* LARTET 1851

Die geweihlosen Zwerghirsche der Gattung *Micromeryx* waren im europäischen Miozän (Vorkommen: jüngeres Untermiozän bis Obermiozän) offenbar recht häufig, da sie in diesem Raum von zahlreichen Fundstellen, z.B. La Grive, Sansan und Steinheim a. A., bekannt sind. Analog seinen heute lebenden Verwandten, den Moschustieren der Wälder Südostasiens, darf *Micromeryx* wohl als Waldbewohner gelten. Die Tiere hatten eine Schulterhöhe von nur etwa 45 Zentimeter. Männliche Individuen besaßen lange, dolchförmige Oberkiefer-Eckzähne, die wahrscheinlich zur Verteidigung und als Imponierorgan dienten (vgl. HEIZMANN et al. 1996: 50).

cf. *Micromeryx flourensianus* LARTET 1851

Taf. 11, Fig. 7

Fundstelle: Bonlanden

Material und Maße:
Bonlanden (SMNS 46582; 1 Einzelzahn)
P^3 sin. 5,8x4,9

Micromeryx ist bisher nur durch einen isolierten Prämolar von Bonlanden belegt. Der Zahn stimmt größenmäßig (einschließlich der Kronenhöhe) und morphologisch gut mit entsprechenden Fundstücken der Art *Micromeryx flourensianus* aus Steinheim a. A. überein (z.B. SMNS 46103, 46083–46085). Von diesen Funden unterscheidet sich der vorliegende P^3 im wesentlichen nur dadurch, daß er – neben dem Parastyl – ein kleines Mesostyl am posterolabialen Zahnrand aufweist.

Der einzelne Prämolar von Bonlanden wird als cf. *Micromeryx flourensianus* bestimmt, da die zahnmorphometrisch sehr ähnliche Art *Lagomeryx parvulus* nicht völlig ausgeschlossen werden kann. Für eine sichere Zuordnung wären die zur Unterscheidung der beiden Arten wichtigen P_4 oder M_3 erforderlich. Die Typuslokalität für *M. flourensianus* ist Sansan (MN 6) im südfranzösischen Departement Gers.

Familie Cervidae GRAY 1821

Genus *Procervulus* GAUDRY 1877

Die Gattung *Procervulus* wurde von M. A. GAUDRY 1877 anhand des Fossilmaterials aus Pontlevoy-Thenay (Frankreich; MN 5) aufgestellt. Innerhalb der primitiven Cervidae wird *Procervulus* wegen der morphologischen Ähnlichkeit von mehreren Autoren als direkter Vorfahre von *Heteroprox* angesehen (Rössner 1995: 108).

cf. *Procervulus dichotomus* (Gervais 1849)

Taf. 11, Fig. 8–9 und Taf. 12, Fig. 1

Fundstelle: Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße:
Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46600, 46601, 46603–46605, 46609); 1 Einzelzahn, 2 bezahnte Unterkiefer-Fragmente, 5 Knochenreste)

Mand.-Fragm. sin. mit P_2-M_3:	
P_2 sin.	8,0x3,7
P_3 sin.	9,9x5,1
P_4 sin.	10,6x6,0
M_1 sin.	12,5x7,2(A);7,5(P)
M_2 sin.	13,7x8,5(A);8,3(P)
M_3 sin.	18,4x8,6(A);8,2(P)
L M_1-M_3	41,5 (Zahnreihe)
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_3	21,8
B des Mand.-Fragm. am Vr. des M_3	9,5

Mand.-Fragm. dext. mit P_3-M_2:	
P_3 dext.	10,3x5,4
P_4 dext.	10,9x6,2
M_1 dext.	12,7x7,7(A);8,5(P)
M_2 dext.	13,7x9,5(A);9,8(P)
L P_3-M_2	46,8 (Zahnreihe)
D_3 sin.	11,3x4,9
Halswirbel (Vertebra cervicalis)	
2 Grundphalangen	
2 Endphalangen	

Von Vertretern der Familie Cervidae konnten am Maurerkopf bisher zwei bezahnte Unterkiefer-Bruchstücke, ein Milchzahn und mehrere Knochenreste geborgen werden. Ein Unterkieferast weist an seinem Vorderende Nagespuren auf (Taf. 11, Fig. 9). Demnach muß das Stück vor der endgültigen Einbettung noch eine unbestimmte Zeitlang auf dem Trockenen gelegen haben.

Durch den Vergleich mit Fundstücken des Stuttgarter Naturkundemuseums (SMNS) konnten die Bezahnungen zunächst in den Formenkreis der drei – gebißmorphologisch und metrisch kaum unterscheidbaren – Gattungen *Procervulus*, *Heteroprox* und *Euprox* gestellt werden (der deutlich größere *Dicrocerus* kann ausgeschlossen werden). Die von Rössner (1995: 89) aufgeführten Unterscheidungsmerkmale an den Zähnen der in Frage kommenden Cerviden-Arten wurden am vorliegenden Zahnmaterial (ausschließlich Unterkieferzähne) überprüft: am D_3 ist kein Metaconid bzw. Postmetacristid ausgebildet, ein Postprotocristid ist vorhanden; an einem der beiden P_3 fehlt das Postmetacristid, der andere P_3 und ein P_4 zeigen nur ein sehr kurzes, reduziertes Postmetacristid; an keinem der Prämolaren ist das Entoconid isoliert; der M_3 zeigt ein relativ niedriges Entoconulid. Somit stimmen die Zähne vom Maurerkopf nach den von Rössner (1995) beschriebenen Unterscheidungsmerkmalen am besten mit *Procervulus dichotomus* (locus typicus: Lectoure, Frankreich) überein.

Die Maße der vorliegenden Bezahnungen passen ebenfalls gut zu *Procervulus*. Der D_3 ist für die Gattungsgruppe *Heteroprox*/*Euprox* zu groß. Dies zeigt der Vergleich mit den entsprechenden Zähnen aus Steinheim a. A.: die D_3 von dort sind durchwegs kleiner (durchschnittlich etwa 2 mm kürzer) als der vorliegende Zahn. Je ein D_3 von Heggbach (cf. *Procervulus* sp., SMNS 14897a) und Langenau 1 (cf. *Procervulus* sp., SMNS 45591) stimmen größenmäßig – und morphologisch – weitgehend mit dem D_3 aus Edelbeuren überein. Von der Fundstelle Langenau 1 stammen außerdem zwei Unterkiefer-Fragmente mit P_2-M_3 (*Procervulus* cf. *dichotomus*, SMNS 41074+43119), die mit den betreffenden Stücken vom Maurerkopf identisch sind. Gegenüber dem Material von *Heteroprox*/*Euprox* aus Steinheim a. A. sind diese Fundstücke relativ kräftig.

Die Cerviden-Reste der Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf passen morphometrisch zu *Procervulus dichotomus*. Da aber am Maurerkopf bisher keine Geweihe gefunden wurden und die Bestimmung von Cerviden anhand von Bezahnungen grundsätzlich problematisch ist, kann die Determination nur mit Vorbehalt gelten.

Genus *Heteroprox* Stehlin 1928

Heteroprox larteti (Filhol 1890)

Taf. 12, Fig. 2–5

Fundstelle: Wannenwaldtobel 2

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46583–46597, 46673, 46674; 3 bezahnte Oberkiefer-Fragmente, 2 Einzelzähne, 22 Knochenreste)

P^2 sin. 10,3x 7,5
C-Fragm. sup. sin. keine Maße
Max.-Fragm. sin. mit P^3-P^4:
  P^3 sin. 10,2x 9,6
  P^4 sin. 8,8x10,9
Max.-Fragm. sin mit M^2-M^3:
  M^2 sin. 11,6x14,1(A);13,3(P)
  M^3 sin. 12,6x15,1(A);13,4(P)
Max.-Fragm. dext. mit M^2-M^3:
  M^2-Fragm. dext. > 11,2x–
  M^3 dext. 12,8x14,9(A);13,1(P)

Geweihstiel sin. ohne Gabel
2 Geweih-Fragm.
Tibia sin., Tibia dext.
2 Metatarsal-Fragm. (proximale Hälften)
Humerus-Fragm. (distales Gelenk), Ulna dext.
Metapodialepiphyse, Centrotarsale
Femur-Fragm. (proximales Drittel)
Femur-Fragm. (distales Drittel)
Astragalus, Calcaneus, 2 Grundphalangen
Sacrum (fragmentär), 3 Scapula-Fragm. dext.
Lendenwirbel (Vertebra lumbalis)

Die während einer kleinen Grabung (August 1993; Kap. 2.1.1., Abb. 3) im Wannenwaldtobel aufgefundenen Cerviden-Reste können aufgrund der Fundsituation (die Stücke lagen auf einer nur etwa 1,0 m^2 großen Fläche dicht beieinander in der Fundschicht), der Zahn- und Knochendimensionen sowie der Tatsache, daß keine Zahn- und Knochenpositionen doppelt belegt sind, sehr wahrscheinlich einem männlichen Individuum zugeordnet werden. Bekräftigt wird dies auch durch die gut übereinstimmenden Abkauungsgrade der vorliegenden Oberkieferzähne. Anhand der Bezahnung wurden die Reste zunächst in den Formenkreis der Gattungen *Procervulus/Heteroprox/Euprox* gestellt. Da die drei in Frage kommenden Gattungen zwar sehr ähnliche Bezahnungen, aber unterschiedliche Geweihe besitzen, konnte mit Hilfe eines größeren Geweihfragmentes (SMNS 46585: Geweihstiel und ein Teil des Frontale) eine nähere Bestimmung vorgenommen werden. Der Geweihrest stimmt morphometrisch am besten mit entsprechenden Stücken von *Heteroprox larteti* aus Steinheim a. A. (z. B. SMNS 40498) und Sansan (Ginsburg & Crouzel 1976: 353, Abb. 6) überein. Auch die Ausbildung des erhaltenen Stirnbein-Bereiches – mit relativ starker Aufwölbung nach medial – paßt gut zu dieser Art. Die Zugehörigkeit zu den Gattungen *Procervulus* und *Euprox* kann somit ausgeschlossen werden. Da die anderen, oben aufgeführten Cerviden-Reste mit großer Wahrscheinlichkeit zum selben Individuum gehören, werden auch sie zu *Heteroprox larteti* gestellt.

Genus *Heteroprox* Stehlin 1928 vel Genus *Euprox* Stehlin 1928

Die Vertreter der Gattungen *Heteroprox* und *Euprox* waren etwa rehgroß. Das männliche Geschlecht besaß einfach gegabelte Geweihe; weibliche Tiere waren geweihlos, wie es das Fundmaterial von Steinheim a. A. zeigt. Mit den heutigen Muntjaks aus Südostasien weist insbesondere die Gattung *Euprox* viele Gemeinsamkeiten auf (Heizmann et al. 1996: 51–52).

Heteroprox/Euprox sp.

Fundstellen: Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Schlachtberg

Material und Maße:
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46598; 1 Einzelzahn)
  D_4 sin. 14,1x6,5
Edelbeuren-Schlachtberg (SMNS 46599; 1 Einzelzahn)
  M_3 sin. 15,2x7,8(A);8,0(P)

Ein D_4 aus dem Wannenwaldtobel sowie ein M^3 von Edelbeuren-Schlachtberg wurden mit Hilfe des umfangreichen Cerviden-Vergleichsmaterials aus Steinheim a. A. (SMNS) zur Gattungsgruppe *Heteroprox/Euprox* (größere Muntiacinae) gestellt. Der einzelne Milchzahn vom Wannenwaldtobel gehört wahrscheinlich zu der dort nachgewiesenen Art *Heteroprox larteti* (siehe oben). Vom Schlachtberg liegen bisher keine Geweihreste vor, so daß eine eindeutige generische bzw. artliche Zuordnung nicht vorgenommen werden kann. Aufgrund der relativ geringen Dimensionen des M^3 kann die Gattung *Procervulus* aber ausgeschlossen werden.

Genus *Dicrocerus* Lartet 1837

Der mit den Gattungen *Heteroprox* und *Euprox* nahe verwandte *Dicrocerus* erreichte etwa die Größe eines Damhirsches und besaß ein abwerfbares Gabelgeweih. Die Tiere lebten vermutlich in kleinen Gruppen, wobei bewaldete Gebiete als Lebensraum bevorzugt waren.

Dicrocerus elegans Lartet 1837

Taf. 12, Fig. 6–7

Fundstellen: Bonlanden, Edelbeuren-Schlachtberg

Material und Maße:
Bonlanden (SMNS 46607, 46608; 1 Unterkiefer-Fragment mit 2 Zahnfragmenten, 1 Geweihrest)
  Mand.-Fragm. sin. mit:
    M_2-Fragm. > 12,8x9,5(A);10,1(P)
    M_3-Fragm. keine Maße
  Geweihgabel (dextrales Abwurfstück mit fragmentärer Hintersprosse)
Edelbeuren-Schlachtberg (SMNS 46606; 2 Zahnfragmente, 1 Oberkiefer-Fragment mit 1 Zahn)
  $M_{2/3}$-Fragm. dext. 16,7x–
  $M^?$-Fragm. sin. 14,1x–
  Max.-Fragm. sin. mit M^3 14,5x17,1(A);15,2(P)

Die zwei Fundstücke aus Bonlanden – ein Unterkiefer-Rest und eine abgeworfene Geweihgabel, welche nahe beieinander in der Fundschicht lagen – passen morphometrisch am besten zu *Dicrocerus elegans* (locus typicus: Sansan). Insbesondere die Ausbildung der Geweihgabel (charakteristische Form der Geweihbasis, Fehlen einer eigentlichen Rose, bis an die Basis deutlich gefurchte vordere- und hintere Gabelsprosse; vgl. STEHLIN 1939: 168) sowie die Dimensionen der M_2- und M_3-Fragmente rechtfertigen die vorgenommene Bestimmung.

Von der Fundstelle Edelbeuren-Schlachtberg stammt ein kleines Kieferbruchstück mit einem M^3, der morphometrisch ebenfalls gut mit Fundstücken (SMNS) von *Dicrocerus elegans* aus Sansan übereinstimmt. Wohl auch die beiden Zahnfragmente vom Schlachtberg gehören aufgrund ihrer Größe zu dieser Cerviden-Art. Es liegen zwar keine Geweihreste vor, doch wird die systematische Zuordnung dadurch bekräftigt, daß am Schlachtberg auch eine deutlich kleinere Cerviden-Form (*Heteroprox*/*Euprox*) vorkommt und somit die – größenmäßig noch in Frage kommende – Gattung *Procervulus* ausgeschlossen werden kann (*Heteroprox* kann als mittelmiozäner Nachkomme von *Procervulus* angesehen werden; RÖSSNER 1995: 107).

Cervidae indet.

Fundstellen: Tobel Oelhalde-Süd, Edelbeuren-Schlachtberg, Bonlanden, Heselsberg-Baustelle Remmele

Material und Maße:
Tobel Oelhalde-Süd (SMNS 46610, 46611; 1 Einzelzahn, 1 Geweihrest)
    P^4 sin. 7,9x10,3
    Geweih-Fragm. (Gabelsproß)
Edelbeuren-Schlachtberg (SMNS 46612; 3 Knochenreste)
    3 Humerus-Fragm. (distales Drittel und 2 Teile von distalen Gelenken)
Bonlanden (SMNS 46613, 46614; 1 Einzelzahn, 1 Knochenrest)
    M_3 sin. 18,0x8,5(A);8,0(P)
    Tibia-Fragm. (Teil des distalen Gelenkes)
Heselsberg-Baustelle Remmele (SMNS 46615; 1 Unterkiefer-Fragment)
    Mand.-Fragm. sin. (unbezahnt)

An den oben genannten Lokalitäten sind mehrere Säugetier-Reste zum Vorschein gekommen, die zwar keine nähere Zuordnung erlauben, aber dennoch das Vorkommen von Hirschartigen an diesen Fundorten belegen.

Familie Palaeomericidae LYDEKKER 1883

Genus *Palaeomeryx* H. VON MEYER 1834

Die Gattung *Palaeomeryx* wurde auf der Grundlage von Fundstücken aus Georgensgmünd (Franken) 1834 erstmals von H. v. MEYER beschrieben. Sie wurde damals noch für eine großwüchsige Cerviden-Form gehalten. Erst durch die Untersuchung von Hornzapfen (GINSBURG & HEINTZ 1966), welche eindeutig zu *Palaeomeryx* gestellt werden konnten, erkannte man, daß dieser als primitiver Giraffenverwandter einzustufen ist.

Palaeomeryx sp.

Taf. 12, Fig. 8

Fundstelle: Edelbeuren-Schlachtberg

Material:
Edelbeuren-Schlachtberg (SMNS 46616; 1 Knochenrest)
    Scapula-Gelenk 45,4x48,3 (LGxBG)

Das vorliegende distale Scapula-Fragment, eine nahezu vollständig erhaltene Gelenkpfanne (Cavitas glenoidalis), wird zur Gattung *Palaeomeryx* gestellt. Die Gelenkfläche und der erhaltene Teil des Collum scapulae stimmen sowohl morphologisch als auch metrisch gut mit Vergleichsmaterial von *Palaeomeryx eminens* aus Steinheim a. A., z.B. SMNS 15423, überein. Gegenüber diesem Fundstück ist das Scapula-Gelenk vom Schlachtberg nur geringfügig kleiner. Freilich ist eine nähere Bestimmung des einzelnen Knochenstückes nicht möglich.

cf. *Palaeomeryx* sp.

Fundstelle: Tobel Oelhalde-Süd

Material:
Tobel Oelhalde-Süd (SMNS 46617, 46618; 1 Zahnfragment, 1 Knochenrest)
$M^?$-Fragm. dext. keine Maße
Radius-Fragm. sin. (distale Hälfte)

Recht problematisch ist die Bestimmung der beiden Reste aus dem Tobel Oelhalde-Süd. Die Größe des Backenzahn-Bruchstückes stimmt etwa mit *Palaeomeryx bojani* von Engelswies (SMNS) überein. Das distale Gelenk des Radius-Fragmentes ähnelt einem entsprechenden *Palaeomeryx*-Rest (Radius-Epiphyse, SMNS: ohne Nr.) aus Steinheim a. A., wenngleich es in seinen Dimensionen deutlich hinter dem Steinheimer Fund zurückbleibt. Die Zugehörigkeit der Fundstücke zu *Palaeomeryx* wird zwar vermutet, jedoch liegt hiermit kein Belegstück für den sicheren Nachweis dieser Gattung an der Fundstelle Tobel Oelhalde-Süd vor.

Familie Tragulidae MILNE-EDWARDS 1864

Genus *Dorcatherium* KAUP 1833

Dorcatherium war vom höheren Untermiozän bis in das Obermiozän hinein in Europa weit verbreitet. Die Vertreter dieser Gattung stellen nahe Verwandte des heute noch in Zentral- und Westafrika vorkommenden Hirschferkels (oder Wassermoschustieres) *Hyemoschus aquaticus* dar.

Dorcatherium guntianum H. VON MEYER 1846

Taf. 13, Fig. 1–8 und Taf. 14, Fig. 1–8

Fundstellen: Wannenwaldtobel 2, Tobel Oelhalde-Süd, Edelbeuren-Schlachtberg, Edelbeuren-Maurerkopf

Material und Maße (siehe auch Anhang, Kap. 9.5.):
Wannenwaldtobel 2 (SMNS 46619–46637; 14 bezahnte Unterkiefer-Fragmente, 4 Oberkiefer-Fragmente, 3 Einzelzähne, 5 Knochenreste)
Mand.-Fragm. sin. mit D_2-M_2, (M_3-Keim)
Mand.-Fragm. sin. mit D_3-M_2
Mand.-Fragm. sin. mit D_3-Fragm.-M_1
Mand.-Fragm. sin. mit P_2-M_3
Mand.-Fragm. sin. mit P_3-M_3
Mand.-Fragm. sin. mit P_1, P_3-M_1
Mand.-Fragm. sin. mit P_3, P_4-Fragm.
Max.-Fragm. sin. mit D^4-M^2
Max.-Fragm. dext. mit P^3-M^3
Max.-Fragm. dext. mit P^3-M^1-Fragm.
Max.-Fragm. dext. mit M^2-Fragm.-M^3
Mand.-Fragm. dext. mit D_2-M_1
Mand.-Fragm. dext. mit D_2-D_4-Fragm., M_1
Mand.-Fragm. dext. mit D_4-M_2, (M_3-Keim)
Mand.-Fragm. dext. mit P_3-M_3
Mand.-Fragm. dext. mit P_3-P_4, M_2-M_3
Mand.-Fragm. dext. mit P_4-M_3
Mand.-Fragm. dext. mit P_2-M_1
D_2-Fragm. dext.
P^2 sin., M^3 sin.
3 distale Humerus-Fragm., Astragalus
Pelvis-Fragm. (mit beschädigtem Gelenk)

Tab. 9. Statistische Werte für die Unterkieferbezahnung von *Dorcatherium guntianum*, Wannenwaldtobel 2.

Position	D_2		D_3		D_4		P_1		P_2		P_3		P_4		M_1		M_2		M_3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	3	4	4	5	5	6	1	1	2	2	7	7	7	7	11	10	8	8	3	5
min.	6,9	2,4	8,5	3,0	10,7	4,6	2,5	1,8	6,8	2,8	9,0	3,4	8,3	3,9	8,6	5,5	9,6	6,2	14,4	6,5
Mw	7,4	2,6	9,2	3,1	11,0	4,7	2,5	1,8	6,9	2,8	9,4	3,5	8,8	4,1	9,0	5,6	10,2	6,6	14,9	6,7
max.	8,0	2,8	9,8	3,2	11,3	4,9	2,5	1,8	7,0	2,8	9,8	3,6	9,1	4,3	9,4	5,8	10,7	6,9	15,2	7,1

Tab. 10. Statistische Werte für die Oberkieferbezahnung von *Dorcatherium guntianum*, Wannenwaldtobel 2.

Position	D^2		D^3		D^4		P^1		P^2		P^3		P^4		M^1		M^2		M^3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	2	2	3	2	2	2	3	3
min.	-	-	-	-	8,7	9,1	-	-	10,5	3,8	10,8	5,8	7,8	8,2	8,2	9,7	9,8	11,3	10,2	11,7
Mw	-	-	-	-	8,7	9,1	-	-	10,5	3,8	10,8	5,8	8,0	8,3	8,5	9,9	10,2	11,4	10,2	12,0
max.	-	-	-	-	8,7	9,1	-	-	10,5	3,8	10,8	5,8	8,2	8,3	9,1	10,1	10,5	11,5	10,2	12,3

Tobel Oelhalde-Süd (SMNS 46638, 46639; 1 Einzelzahn, 1 Knochenrest)

M^3 sin. 9,7x12,0
Centrotarsale

Edelbeuren-Schlachtberg (SMNS 46640–46643; 2 Unterkiefer-Fragmente, 19 Einzelzähne)

Mand.-Fragm. sin. mit M_1-M_2
Mand.-Fragm. dext. mit D_4-M_1
D_3-Fragm. sin., D_4 sin.
P_3-Fragm. sin., P_4 sin.
M_1 sin., M_1 dext., M_2 sin., 2 M_3-Fragm. sin.

D^4 sin.
P^3 sin., P^3 dext.
M^1 dext., M^1-Fragm. dext.
3 M^2, $M^{2/3}$-Fragm. dext., M^3 dext.

Tab. 11. Statistische Werte für die Unterkieferbezahnung von *Dorcatherium guntianum*, Edelbeuren-Schlachtberg.

Position	D_2		D_3		D_4		P_1		P_2		P_3		P_4		M_1		M_2		M_3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	0	0	0	1	2	2	0	0	0	0	0	1	1	1	4	4	2	2	0	1
min.	-	-	-	3,2	10,5	4,4	-	-	-	-	-	3,0	8,7	4,1	9,0	5,6	9,4	6,2	-	7,0
Mw	-	-	-	3,2	10,8	4,5	-	-	-	-	-	3,0	8,7	4,1	9,1	5,8	9,9	6,6	-	7,1
max.	-	-	-	3,2	11,1	4,5	-	-	-	-	-	3,0	8,7	4,1	9,2	5,9	10,3	6,9	-	7,1

Tab. 12. Statistische Werte für die Oberkieferbezahnung von *Dorcatherium guntianum*, Edelbeuren-Schlachtberg.

Position	D^2		D^3		D^4		P^1		P^2		P^3		P^4		M^1		M^2		M^3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	2	0	0	1	1	3	3	1	1
min.	-	-	-	-	8,8	8,3	-	-	-	-	10,4	4,8	-	-	8,8	9,7	9,9	11,1	10,8	12,2
Mw	-	-	-	-	8,8	8,3	-	-	-	-	10,8	5,0	-	-	8,8	9,7	9,9	11,3	10,8	12,2
max.	-	-	-	-	8,8	8,3	-	-	-	-	11,1	5,1	-	-	8,8	9,7	10,0	11,7	10,8	12,2

Edelbeuren-Maurerkopf (SMNS 46644–46654; 3 bezahnte Unterkiefer-Fragmente, 14 Einzelzähne, 9 Knochenreste)

Mand.-Fragm. sin. mit P_2-M_3
2 Mand.-Fragm. dext. mit D_3-D_4
D_2 sin., 2 D_3 dext., 2 D_4-Fragm. dext.
P_4 dext.
D^2 sin., D^3 sin., D^4 sin., D^4-Fragm. sin.
M^1 sin., M^1 dext., M^3-Fragm. sin.
$M^?$-Fragm. dext.

Schädel-Fragm. (Frontale, Parietale sin.)
Tibia sin., Tibia-Fragm. sin.
Ulna dext. (fragmentär)
Scapula-Fragm. sin. (distales Drittel)
Metacarpal-Fragm. (distales Drittel)
2 distale Humerus-Fragm.
2 Endphalangen

Tab. 13. Statistische Werte für die Unterkieferbezahnung von *Dorcatherium guntianum*, Edelbeuren-Maurerkopf.

Position	D_2		D_3		D_4		P_1		P_2		P_3		P_4		M_1		M_2		M_3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	1	1	4	4	2	3	0	0	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1
min.	7,0	2,6	9,4	2,9	10,2	4,4	-	-	5,9	2,5	9,3	3,3	8,8	3,7	8,7	5,8	9,4	6,4	14,4	6,5
Mw	7,0	2,6	9,5	3,0	11,0	4,5	-	-	5,9	2,5	9,3	3,3	8,9	3,8	8,7	5,8	9,4	6,4	14,4	6,5
max.	7,0	2,6	9,7	3,1	11,8	4,6	-	-	5,9	2,5	9,3	3,3	9,0	3,9	8,7	5,8	9,4	6,4	14,4	6,5

Tab. 14. Statistische Werte für die Oberkieferbezahnung von *Dorcatherium guntianum*, Edelbeuren-Maurerkopf.

Position	D^2		D^3		D^4		P^1		P^2		P^3		P^4		M^1		M^2		M^3	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
n	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	1
min.	9,7	3,9	10,8	6,4	8,6	8,0	-	-	-	-	-	-	-	-	8,4	10,9	-	-	-	12,2
Mw	9,7	3,9	10,8	6,4	8,7	8,0	-	-	-	-	-	-	-	-	8,6	11,0	-	-	-	12,2
max.	9,7	3,9	10,8	6,4	8,7	8,0	-	-	-	-	-	-	-	-	8,7	11,0	-	-	-	12,2

Von diesem Wiederkäuer (Ruminantia) liegt zahlreiches Material mehrerer Fundstellen des untersuchten Gebietes vor. *Dorcatherium guntianum*, die kleinste fossile Hirschferkel-Art, ist somit der bisher am häufigsten belegte Großsäuger der OSM im Landkreis Biberach a. d. Riß. Ein ungewöhnlich reiches Fundmaterial (u.a. 18 Kiefer-Fragmente), das auf einer Grabungsfläche von nur etwa 5 m² geborgen wurde, stammt aus dem Wannenwaldtobel. Die Reste gehören zu mindestens sieben In-

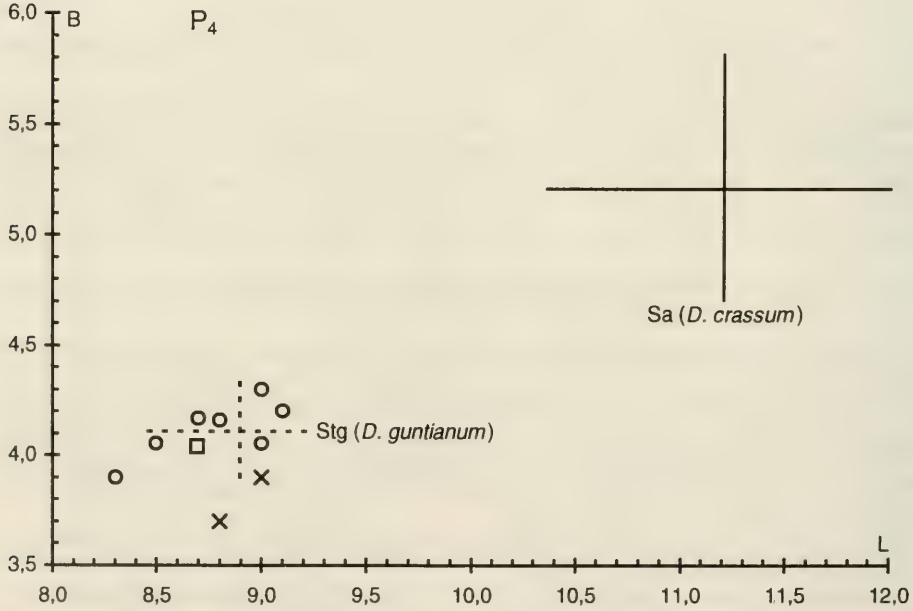


Abb. 30. *Dorcatherium guntianum* – Längen-Breiten-Diagramm der P_4 von den Fundstellen Wannenwaldtobel 2 (o, n=7), Edelbeuren-Schlachtberg (□, n=1) und -Maurerkopf (x, n=2). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *D. guntianum* aus Stätzling (Stg, n=3) sowie von *D. crassum* aus Sansan (Sa, n=10) eingezeichnet (Stätzling, Sansan nach FAHLBUSCH 1985).

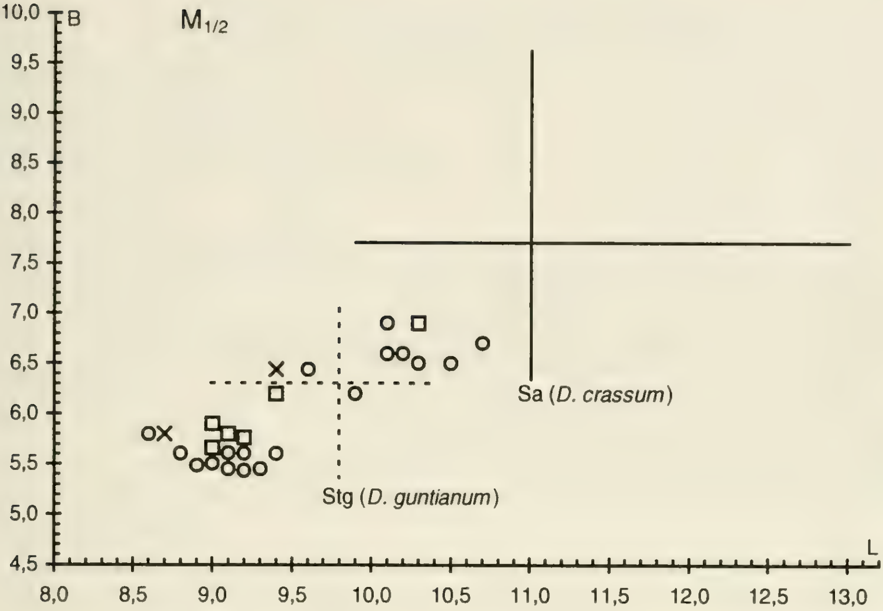


Abb. 31. *Dorcatherium guntianum* – Längen-Breiten-Diagramm der $M_{1/2}$ von den Fundstellen Wannenwaldtobel 2 (o, n=18), Edelbeuren-Schlachtberg (☐, n=6) und -Maurerkopf (x, n=2). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *D. guntianum* aus Stätzling (Stg, n=13) sowie von *D. crassum* aus Sansan (Sa, n=21) eingezeichnet (Stätzling, Sansan nach FAHLBUSCH 1985).

dividuen. An den beiden Fundstellen bei Edelbeuren ist *D. guntianum* ebenfalls gut belegt (Schlachtberg: mindestens vier Individuen, Maurerkopf mindestens fünf Individuen). Die relativ große Anzahl von Milchzähnen (D_2-D_4 sowie D^2-D^4) ist bemerkenswert: es liegt Material von mindestens drei juvenilen Tieren aus dem Wannenwaldtobel, vier vom Maurerkopf und einem Jungtier vom Schlachtberg vor.

Der nur durch ein Exemplar vom Wannenwaldtobel überlieferte P_1 ist kurz, einwurzelig und hat einen längsovalen Umriß. Im Unterkiefer ist er unmittelbar vor dem P_2 plaziert. P_2-P_4 sind zweiwurzelig und zeigen im Profil pyramidenförmige Höcker. Die P_4 haben die für *Dorcatherium* typische Form. Zwei etwa gleichstarke, vom zentralen Höcker ausgehende Grate zweigen nach hinten ab und umgeben eine tiefe Furche, die zum posterolingualen Zahnrand zieht.

Die Molaren des Unterkiefers weisen kräftige Schmelzrunzelung auf. Der Vorderarm des Protoconids verläuft bogenförmig zur Mitte des vorderen Kronenrandes und ist dort mit dem Metaconid-Vorderarm verbunden. Zwischen Protoconid und Hypoconid ist ein Ectostylid ausgebildet. Der Hinterarm des Hypoconids (Hypoconulid) reicht nach lingual bis hinter das Entoconid. Die M_1-M_3 zeigen ausgeprägte *Palaeomeryx*-Falten (Einkerbung der Protoconid-Hinterwand), außerdem isolierte Grate, welche – von den vier Haupthöckern ausgehend – aufeinander zu laufen und die Form eines liegenden X bilden (interlobarer Verstrebungstyp, sensu MOTTL 1961). Diese Konfiguration ist charakteristisch für die Gattung *Dorcatherium*.

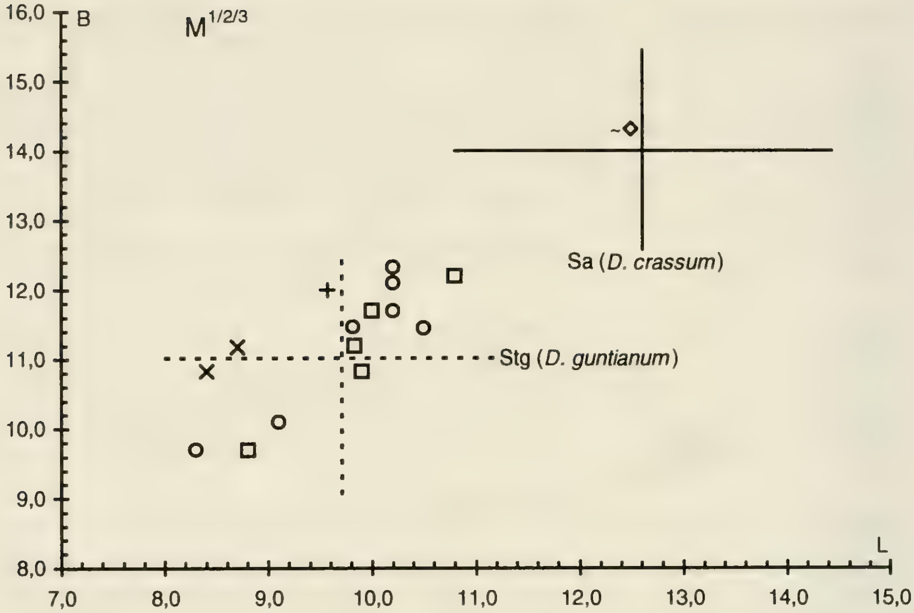


Abb. 32. *Dorcatherium guntianum* und *Dorcatherium* cf. *crassum* – Längen-Breiten-Diagramm der M^sup.^ von den Fundstellen Wannenwaldtobel 2 (o, n=7), Tobel Oelhalde-Süd (+, n=1), Edelbeuren-Schlachtberg (□, n=5), Edelbeuren-Maurerkopf (x, n=2) und Bonlanden (◇, n=1). Zum Vergleich sind die Streubereiche von *D. guntianum* aus Stätzling (Stg, n=14) sowie von *D. crassum* aus Sansan (Sa, n=14) eingezeichnet (Stätzling, Sansan nach FAHLBUSCH 1985).

Die oberen Molaren besitzen bunoselenodonte Außenhöcker mit kräftigen Styli (Para- und Mesostyl). Am Paraconus und – etwas schwächer – am Metaconus sind deutliche Mittelleisten ausgebildet. Kennzeichnend für *Dorcatherium* ist auch das kräftige Innencingulum am Protoconus.

Die bisher nachgewiesenen *Dorcatherium*-Arten zeigen alle einen verhältnismäßig einheitlichen und konservativen Zahnbau (HÜNERMANN 1983, FAHLBUSCH 1985). Eine Unterscheidung ist im wesentlichen nur über die absolute Größe von Gebißresten möglich, wie dies auch für das vorliegende Zahnmaterial durchgeführt wurde (P_4, $M_{1/2}$, $M^{1/2/3}$ siehe Abb. 30–32). Da isolierte M_1 und M_2 sowie obere Molaren bezüglich ihrer Position nicht immer eindeutig anzusprechen sind, wurden ihre Maße in den Längen-Breiten-Diagrammen (Abb. 31, 32) – wie bei FAHLBUSCH (1985: 87) – zusammengefaßt.

Außer den Gebißresten sind im Fundgut auch mehrere Knochenreste aufgeführt, die morphometrisch auf *D. guntianum* bezogen werden können. Dies auch deswegen, da an den betreffenden Fundorten bisher kein weiterer Paarhufer mit entsprechender Größe nachgewiesen werden konnte. Das stratigraphische Vorkommen von *D. guntianum* reicht von MN 4 bis MN 6.

Dorcatherium cf. *crassum* (LARTET 1851)

Taf. 14, Fig. 9–10

Fundstelle: Bonlanden

Material und Maße:

Bonlanden (SMNS 46655; 2 Einzelzähne)

P^3 dext.	12,8x7,0
$M^?$-Fragm. dext.	> 12,5x > 14,3

Von der Fundstelle Bonlanden stammen zwei Bezahnungsreste, ein dreiwurzeliger P^3 und ein etwas beschädigter oberer Molar, welche aufgrund der Proportionen einer – gegenüber *D. guntianum* – größeren *Dorcatherium*-Art zugeordnet wurden. Nach Größenvergleichen mit Originalmaterial der Stuttgarter Sammlung (z.B. Meßkirch: SMNS 44189) sowie mit den von FAHLBUSCH (1985) beschriebenen Fundstücken liegt wohl am ehesten die mittelgroße Art *Dorcatherium crassum* vor ($M^{sup.}$ siehe Abb. 32). Die sehr spärlichen Funde lassen jedoch keine sichere Bestimmung zu. Reste von *Dorcatherium crassum* finden sich in miozänen Ablagerungen (MN 4 bis MN 9) Europas relativ häufig. Am reichsten belegt ist die Art an der Typuslokalität Sansan.

Familie Bovidae GRAY 1821

Unterfamilie Bovinae GILL 1872

Genus *Miotragocerus* STROMER 1928

Miotragocerus sp.

Taf. 15, Fig. 1

Fundstelle: Tobel Oelhalde-Süd

Material und Maße:

Tobel Oelhalde-Süd (SMNS 46656; 1 Unterkiefer-Fragment mit 4 Zähnen)

Mand.-Fragm. dext. mit P_3-M_2:

P_3 dext.	12,5x8,0	L P_3-P_4	26,1 (Zahnreihe)
P_4 dext.	13,9x8,5	L M_1-M_2	30,5 (Zahnreihe)
M_1-Fragm. dext.	(ca.14,5)x9,4	L $P_{2(\text{Alveolenrand})}$-$M_2$	67,6 (Alveolenrandmaß)
M_2 dext.	16,4x11,4(A);11,4(P)		

Innerhalb des bearbeiteten Fundmaterials sind die Boviden nur durch einen fragmentären Unterkieferast mit P_3-M_2 vom Tobel Oelhalde-Süd belegt. Die erhaltenen Zähne sind stark abgekaut, alle zweiwurzelig und besitzen gerunzelte Schmelzoberflächen, vor allem auf der Labialseite.

Der P_2 ist nur durch die Alveolen (zweiwurzelig) nachgewiesen. P_3 und P_4 bestehen aus dem – etwa in der Zahnmitte liegenden – Haupthöcker (Protoconid), an den sich vorne die etwas abgewinkelte Paraconidklinge (Protoconulid-Verbindung), lingual das schräg rückwärts verlaufende Metaconid anschließt. An den beiden Prämolaren zeigt das Talonid einen einfachen Aufbau: aufgrund der relativ starken Abkauung sowie der daraus resultierenden Verschmelzung von Entoconid und Entostylid ist lediglich noch eine kleine, vom Zahnrand isolierte Grube zu erkennen, welche die Basis einer Synklinale darstellt. Eine linguale Unterteilung des Talonids ist nicht vorhanden. Abgesehen von den Dimensionen und der gerundet-dreieckigen Form des P_3 (gegenüber der mehr ovalen Form des P_4) unterscheiden sich die beiden Prämolaren nur durch die stärkere Abwinklung der Paraconidklinge am P_4. Die Zähne erreichen ihre größte Breite im hinteren Zahndrittel.

M_1 (posteriore Zahnhälfte beschädigt) und M_2 lassen eine einheitliche linguale Zahnwand erkennen; Metaconid/Entoconid zeigen Kulissenstellung. Auf der Labialseite sind die beiden Molaren zwischen Vorder- und Hinterlobus kräftig eingeschnürt. Zwischen den beiden Loben ist am labialen Zahnrand ein deutlicher Basalhöcker (Ectostylid) entwickelt.

Die Ausbildung der vorliegenden Unterkieferzähne ist für den Formenkreis des Tribus Boselaphini SIMPSON 1945 charakteristisch (KÖHLER 1987: 140). Morphometrisch kann die Gattung *Eotragus* (z.B. *E. sansaniensis* aus Sansan) von vornherein unberücksichtigt bleiben. Aufgrund der Zahndimensionen (relativ kleine Bovidenform) kommen neben *Miotragocerus* folgende Gattungen für eine nähere Bestimmung in Frage: *Graecoryx*, *Protragocerus* und *Tragoportax*. Die Merkmalskombination des P_3 (dreieckiger Umriß, freistehendes Metaconid, Hypoconid nicht hervortretend), des P_4 (Metaconid rückwärts gerichtet) und der unteren Molaren (Kulissenstellung von Metaconid/Entoconid) sowie die stratigraphischen Reichweiten schließen jedoch eine Zugehörigkeit zu den drei zuletzt genannten Gattungen aus und erlauben eine Zuordnung zu *Miotragocerus* (vgl. THENIUS 1952a: 431, Abb. 11, MOYÀ-SOLÀ 1983, KÖHLER 1987). Die metrischen Werte der Bezahnung aus dem Tobel Oelhalde-Süd stimmen mit keiner mir bekannten *Miotragocerus*-Art (*M. monacensis* und *M. pannonie*) überein, so daß die Bestimmung – auch wegen dem Fehlen der systematisch wichtigen Hornzapfen – als *Miotragocerus* sp. vorgenommen wird.

4.8. Ordnung Proboscidea ILLIGER 1811

Familie Gomphotheriidae CABRERA 1929

Genus *Gomphotherium* BURMEISTER 1837

Gomphotherium angustidens (CUVIER 1806)

Taf. 15, Fig. 2

Fundstelle: Edelbeuren (genaue Fundstelle unbekannt)

Material und Maße:
Edelbeuren (SMNS 8957; 1 Einzelzahn)
P^4 sin. 45,5x44,1x27,1(LxBxH)

Ein oberer Vorbackenzahn ist der bisher einzige Nachweis tertiärer Rüsseltiere aus der Edelbeurener Umgebung. Für diese Gegend stellt er darüber hinaus den einzigen Säugerbeleg aus der OSM dar, der bereits vor den neuen Aufsammlungen des Verfassers bekannt war. Eine Überprüfung in der Stuttgarter Sammlung ergab, daß der Zahn bereits im letzten Jahrhundert gefunden wurde. Der nähere Fundort und das genaue Funddatum konnten jedoch nicht mehr ermittelt werden.

Eine kurze Beschreibung des P^4 aus Edelbeuren findet sich in KLÄHN (1922: 16). Der dreiwurzelige Zahn ist stark abgekaut. Die Zahnkrone weist neben vier bunodonten Höckern (die beiden Vorderhügel sind infolge der starken Abkauung miteinander verschmolzen) eine tiefe vordere sowie eine schwächere hintere Druckmarke auf. Zwischen vorderem und hinterem Labialhügel ist ein schmales Basalcingulum ausgebildet. Nach KLÄHN stimmt der P^4 gut mit entsprechenden

Fundstücken von *Gomphotherium angustidens* aus Simorre, Südfrankreich (locus typicus; MN 7+8) und Heggbach überein. Zwei weitere P^4-Funde dieser Art, einer vom Randecker Maar (SMNS 17240) und einer von Sandelzhausen (SCHMIDT-KITTLER 1972: 88 + Taf. 5, Abb. 3), sind dem vorliegenden Zahn morphologisch ebenfalls sehr ähnlich; größenmäßig liegt der P^4 aus Edelbeuren jedoch etwas über diesen beiden Fundstücken.

Überreste von *Gomphotherium angustidens*, vor allem Zähne, sind an den Fundstellen der OSM Süddeutschlands keine Seltenheit. Funde sind bekannt u.a. von Gallenbach, Gisseltshausen, Sandelzhausen, Heggbach und Ravensburg. Gomphotherien („Zitzenzahn-Elefanten") hatten relativ flache, langgestreckte Schädel mit pflockförmigen Stoßzähnen im Ober- und Unterkiefer. *G. angustidens* erreichte etwa zwei Meter Schulterhöhe.

Proboscidea indet.

Taf. 15, Fig. 3

Fundstellen: Wannenwaldtobel, Tobel Oelhalde-Süd

Material:
Wannenwaldtobel (SMNS 46657; Knochenreste)
    Caput humeri $\O_{max.}$ ~15 cm
    div. Knochen-Fragm.
Tobel Oelhalde-Süd (SMNS 46676; 1 Knochenrest)
    Stylohyoid-Fragm. sin.

Ein stark angewitterter Oberarm-Gelenkkopf (Caput humeri) vom Wannenwaldtobel kann allein anhand der Dimensionen sehr wahrscheinlich zur Ordnung Proboscidea gestellt werden. In der unmittelbaren Umgebung dieses Fundstückes fanden sich weitere größere Knochenfragmente sowie zahlreiche Knochensplitter. Die angetroffene Fundsituation läßt vermuten, daß sämtliche Stücke zu einem völlig zerbrochenen Oberarmknochen (Humerus) eines Proboscidiers gehören.

Aus dem Tobel Oelhalde-Süd liegt ein Bruchstück eines Stylohyoids (großer Zungenbeinast) vor, welches – mit Hilfe von rezentem Vergleichsmaterial (Zungenbein von *Elephas maximus*) – morphometrisch ebenfalls einem unbestimmten Proboscidier zugeordnet werden kann.

5. Biostratigraphischer Teil

5.1. Allgemeines zur europäischen Säugerzonierung

Für die biostratigraphische Alterseinstufung der untersuchten Fundstellen finden die für das europäische Jungtertiär (Neogen) von MEIN (1975) definierten Säugetierzonen („zones de mammifères") Anwendung. Im folgenden sollen Methodik und auch Problematik der Säugerzonierung kurz erläutert werden.

Seit der Untersuchung von DEHM (1955) über „Die Säugetier-Faunen in der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung" ist eine Fülle weiterer Erkenntnisse hinzugekommen. Die Dreiteilung der OSM mit von Norden nach Süden abnehmendem Alter der sogenannten DEHM'schen Serien wurde in der Folgezeit vor allem durch die Bearbeitung der Kleinsäuger und deren Vergesellschaftung verfeinert (u.a. FAHLBUSCH 1964 und 1975, CICHA et al. 1972, FAHLBUSCH &

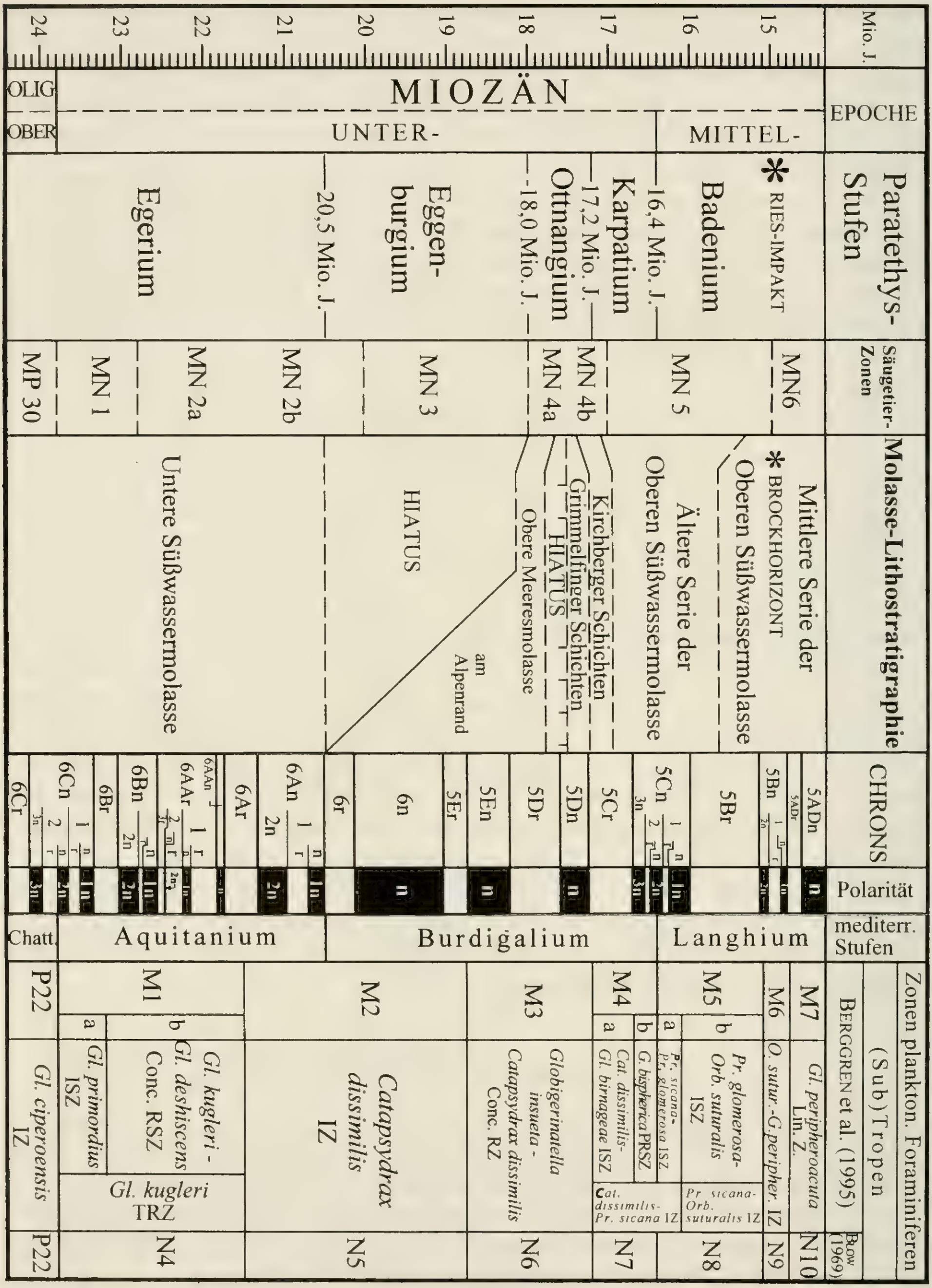

Mio. J.
24
23
22
21
20
19
18
17
16
15
EPOCHE
OLIG
OBER
MIOZÄN
UNTER-
MITTEL-
Paratethys-Stufen
Egerium
Eggenburgium
Ottnangium
Karpatium
Badenium
20,5 Mio. J.
18,0 Mio. J.
17,2 Mio. J.
16,4 Mio. J.
* RIES-IMPAKT
Säugetier-Zonen
MP 30
MN 1
MN 2a
MN 2b
MN 3
MN 4a
MN 4b
MN 5
MN6
Molasse-Lithostratigraphie
Untere Süßwassermolasse
HIATUS
Obere Meeresmolasse
am Alpenrand
Kirchberger Schichten
Grimmelfinger Schichten
HIATUS
Ältere Serie der Oberen Süßwassermolasse
* BROCKHORIZONT
Mittlere Serie der Oberen Süßwassermolasse
CHRONS
6Cr
6Cn
6Br
6Bn
6AAr
6AAn
6Ar
6An
6r
6n
5Er
5En
5Dr
5Dn
5Cr
5Cn
5Br
5Bn
5ADr
5ADn
Polarität
mediterr. Stufen
Chatt.
Aquitanium
Burdigalium
Langhium
Zonen plankton. Foraminiferen (Sub)Tropen
BERGGREN et al. (1995)
P22
M1
a
b
M2
M3
M4
M5
M6
M7
Gl. ciperoensis IZ
Gl. primordius ISZ
Gl. kugleri - Gl. deshiscens Conc. RSZ
Gl. kugleri TRZ
Catapsydrax dissimilis IZ
Globigerinatella insueta - Catapsydrax dissimilis Conc. RZ
Cat. dissimilis- Gl. birnageae ISZ
G. bisphercia PRSZ
Cat. dissimilis- Pr. sicana IZ
Pr. sicana- Pr. glomerosa ISZ
Pr. glomerosa- Orb. suturalis ISZ
Pr. sicana- Orb. suturalis IZ
O. sutur.-G. peripher. IZ
Gl. peripheroacuta Lin. Z.
BLOW (1969)
P22
N4
N5
N6
N7
N8
N9
N10

Abb. 33. Gegenüberstellung stratigraphischer Gliederungen für den nördlichen Bereich der süddeutschen Molasse (modifiziert nach REICHENBACHER, BÖTTCHER et al. 1998).

Mayr 1975, Mayr 1979, Jung & Mayr 1980, Schötz 1985, Ziegler & Fahlbusch 1986). Für die biostratigraphische Gliederung und Korrelation kontinentaler Tertiärablagerungen haben Kleinsäuger seitdem eine herausragende Bedeutung gewonnen.

Klein- und Großsäuger liefern das biostratigraphische Gerüst für die Säugetier-Zonengliederung des Tertiärs, die zunächst für das Neogen (Symposium in München 1975; Fahlbusch 1976) und später für das Paläogen (Symposium in Mainz 1987; Schmidt-Kittler 1987 und 1989) etabliert wurde. Das ursprüngliche Ziel dieser Säugetier-Zonierung war die grobe Korrelation von Säugerfaunen aus dem kontinentalen Tertiär Europas. Die Zonierung basiert auf europäischen Fundstellen (Referenzlokalitäten), welche aufgrund der Evolutionsniveaus („stage in evolution") der überlieferten Säugetiere, deren stratigraphisches Erst- und Letztauftreten („first and last record") sowie der Zusammensetzung der Säugerfaunen („mammalian associations") in eine chronologische Abfolge gebracht wurden. Die Referenzlokalitäten des Neogens wurden dabei von MN 1 bis MN 17 (MN = Mammifères Néogènes) durchnumeriert. Einen Ausschnitt zur Korrelation der Säugetierzonen mit anderen Stratigraphien und zu absoluten Altern zeigt Abb. 33.

Die Säugetierzonen stellen keine „echten" Biozonen im Sinne von Hedberg (1976) dar; Fahlbusch (1981) verwendet den Begriff MN-Einheiten (mammal units). Als besonders problematisch erwiesen sich die Grenzen zwischen den einzelnen MN-Einheiten, die nicht exakt definiert und damit für individuelle Interpretationen offen sind (Fahlbusch 1976: 166). Das in den MN-Einheiten mitverwendete Erst- und Letztauftreten basiert in vielen Fällen auf Großsäugern, deren Reste an Molasse-Fundstellen allgemein jedoch viel seltener zu finden sind als solche von Kleinsäugern. Unsicherheiten in der Anwendung der MN-Zonierung sind außerdem auf die zeitweilige Existenz unterschiedlicher Säugerprovinzen im europäischen Tertiär sowie auf Diachronität des Erst- und Letztauftretens vieler Taxa (aufgrund von Migrationen) zurückzuführen (Kälin 1993: 13). Obwohl die Säugerzonierung auch nach den Revisionen von Mein (1989) sowie von de Bruijn et al. (1992) noch mit terminologischen, regionalen und palökologischen Teilproblemen behaftet ist (Guérin 1989, Steininger et al. 1989, Fahlbusch 1991, Bolliger 1992 und 1994, Kälin 1993), stellt sie dennoch eine nützliche biostratigraphische Methode dar, um Säugerfaunen europaweit zu korrelieren. Ihre Anwendung ist regional besonders dort von Bedeutung, wo MN-Einheiten mit anderen Methoden (radiometrische Altersdatierungen, Geomagnetik, Lithostratigraphie) geeicht werden können.

5.2. Biostratigraphische Einstufung der wichtigsten Fundstellen

Die Alterseinstufung der bearbeiteten Fundstellen im Landkreis Biberach a. d. Riß erfolgte durch Auswertung des Erst- und Letztauftretens der überlieferten Säugetiertaxa, soweit bekannt, aus der Literatur (Abb. 34–36). Zusätzlich lieferte auch das Entwicklungsniveau mancher Faunenelemente im Vergleich zu anderen, bereits datierten Populationen wertvolle biostratigraphische Informationen. Hierzu wurde in erster Linie auf die im süddeutschen Raum bekannten Fundstellen Bezug genommen, darüber hinaus wurden aber auch Fundlokalitäten in Frankreich, Spanien sowie in der Schweiz berücksichtigt (siehe auch Tab. 15).

5.2.1. Edelbeuren-Maurerkopf

Neben der stratigraphisch unbrauchbaren Form *Mioechinus* sp. vel *Amphechinus* sp. sind die Erinaceiden an der Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf durch einen Vertreter der Entwicklungslinie *Galerix symeonidisi-exilis* repräsentiert, welcher aufgrund der beiden Innenhügel am P^3 als *Galerix* aff. *symeonidisi* determiniert wurde. Die Bestimmung dieses Erinaceiden steht auf relativ schwachem Fundament, da bisher nur ein einziger P^3 gefunden wurde und die Maße der Zähne eher zu *G. exilis* passen. Mit weiteren Fundstücken könnten sich die Verhältnisse zu Gunsten von *G. exilis* oder *G. symeonidisi* verschieben. Aufgrund der Erinaceiden läßt sich die Fauna vom Maurerkopf stratigraphisch auf MN 4 bis MN 6 einengen.

Miosorex sp. und *Plesiodimylus* sp. (beide MN 3 bis MN 9) sowie die übrigen nicht näher bestimmbaren Soriciden und Talpiden sind biostratigraphisch ohne Bedeutung.

Unter den Nagetieren läßt die Eomyiden-Form *Keramidomys carpathicus* vel *thaleri* zunächst eine Einstufung der Fundstelle in den stratigraphischen Bereich von MN 4 bis MN 6 zu. Die Zone MN 4 kann jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden, da die Gattung *Keramidomys* in süddeutschen Faunen dieses Alters noch nicht nachgewiesen ist (Ziegler 1995: 31).

Die beiden Gliridenarten *Microdyromys miocaenicus* und *Paraglirulus werenfelsi* sind ebenfalls erst ab MN 5 belegt, wobei ihr gemeinsames stratigraphisches Vorkommen bis MN 7+8 reicht. *Miodyromys aegercii*, die häufigste Gliridenart am Maurerkopf, ist bereits in Faunen ab MN 4b vertreten und kommt bis MN 7+8 vor. Die *Miodyromys*-Zähne vom Maurerkopf sind etwas größer als die Zähne von *M.* aff. *aegercii* aus Puttenhausen und repräsentieren vermutlich einen frühen Vertreter von *M. aegercii*; metrisch stimmen sie am besten mit der Population von Sandelzhausen überein.

Insgesamt decken die stratigraphischen Reichweiten der fünf am Maurerkopf nachgewiesenen Cricetiden-Formen die Zonen MN 4 bis MN 7+8 ab.

Die Gattung *Megacricetodon* ist mit zwei Arten vertreten, welche beide in Faunen ab MN 5 (mittlerer Bereich) erscheinen. *Megacricetodon minor*, die kleine Art, ist an vielen europäischen Fundstellen zahlreich belegt und kommt bis zum mittleren Teil der Zone MN 7+8 vor. Sowohl in den Maßen wie in der Morphologie stimmen die Zähne vom Maurerkopf gut mit *M. minor* von Ziemetshausen und der Typuslokalität Sansan überein. Die andere Art, *Megacricetodon lappi*, stellt ein sehr wertvolles Faunenelement für die genauere biostratigraphische Einordnung der Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf dar. Bisher ist sie nämlich nur aus – präriesischen – Faunen der Säugetierzone MN 5 bekannt, so daß hiermit ein gewichtiger Hinweis auf die Einstufung der Fundstelle in diesen Altersbereich vorliegt. Morphometrisch entsprechen die Zähne vom Maurerkopf dem Fundmaterial von Vieux-Collonges (Spaltenfüllung), der Typuslokalität von *M. lappi*. Belegt ist diese Art außerdem an mehreren – zeitlich nahe beieinanderliegenden – OSM-Fundstellen in Bayern (Boon 1991) und in der Ostschweiz (Bolliger 1994) sowie an der Referenzlokalität für die Zone MN 5, Pontlevoy-Thenay.

Die ältesten Nachweise von *Democricetodon mutilus* stammen aus MN 4-Faunen (z.B. Referenzlokalität La Romieu); für den süddeutschen Raum läßt sich als Untergrenze MN 5 angeben. Die am Maurerkopf nur sehr spärlich belegte Art reicht stratigraphisch bis zur Zone MN 6 (Heissig 1995: 105), was durch Fundstücke vom Steinberg im Nördlinger Ries nachgewiesen ist.

Der Typus des Hamsterartigen *Eumyarion medius* stammt von der Fundstelle Sansan. Die stratigraphische Reichweite dieser Art ist bislang noch unzureichend geklärt, da sehr ähnliche Formen (*E. weinfurteri*, *E. bifidus*) bereits in MN 5-Faunen vorkommen. *E.* cf. *medius* von Edelbeuren-Maurerkopf zeigt morphologisch wie metrisch gute Übereinstimmung mit dem reichen Material aus Sansan. Aufgrund der unsicheren Artbestimmung kann diese Form für feinstratigraphische Aussagen zwar nur bedingt herangezogen werden, sie erlaubt aber immerhin eine Einstufung der Fauna in den Bereich von MN 5 bis MN 6.

Cricetodon meini, eine große Hamsterart, ist in der OSM Süddeutschlands bisher nur von wenigen Lokalitäten bekannt (vgl. BOLLIGER 1994). Die am Maurerkopf nachgewiesene Form stimmt metrisch und morphologisch am besten mit den Fundstücken der Typuslokalität Vieux-Collonges überein. Da bisher aber nur wenige Zähne vorliegen, wurde sie als *C.* aff. *meini* bestimmt. Für die Fauna von Edelbeuren-Maurerkopf ist *C.* aff. *meini* eine stratigraphisch sehr aussagekräftige Cricetiden-Form, welche ein Alter indiziert, das der Zone MN 5 oder dem Übergang zu MN 6 entspricht.

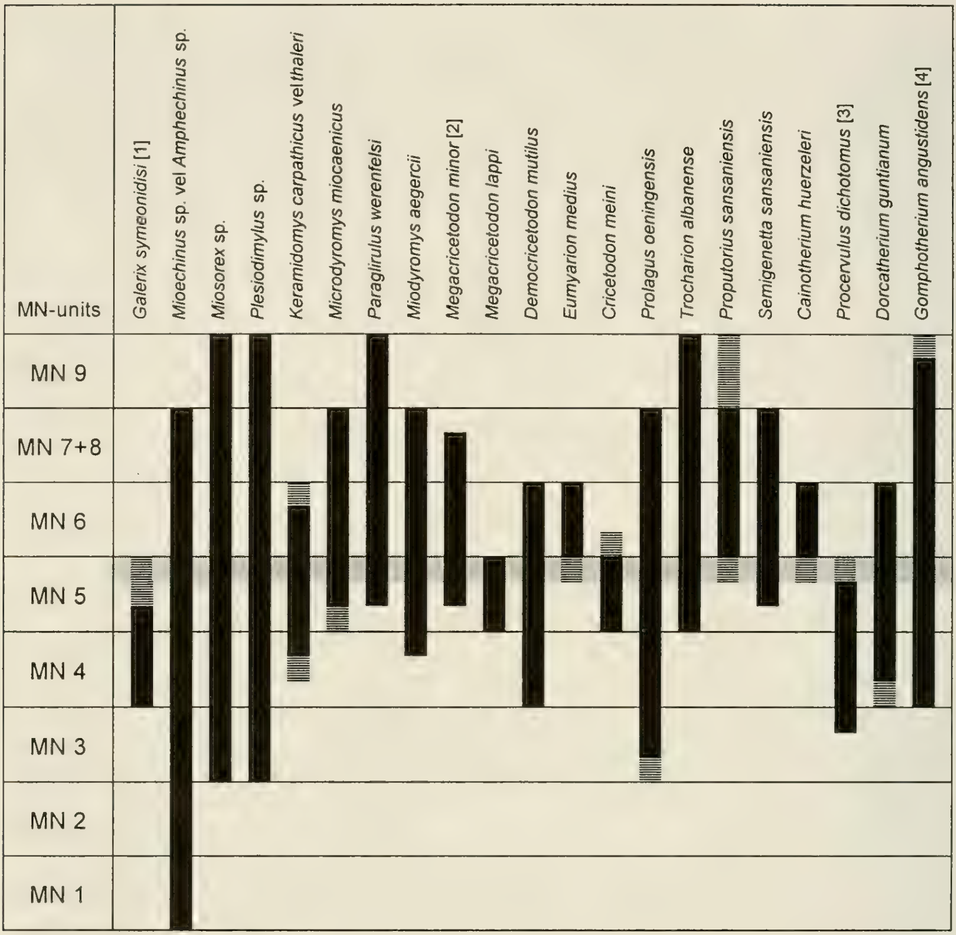
Prolagus oeningensis ist stratigraphisch ein ausgesprochener Durchläufer und kommt von MN 3 bis MN 7+8 vor. Die Funde vom Maurerkopf passen gut in das gewohnte Bild des mittelmiozänen Entwicklungsniveaus. An allen vorliegenden P_3 (n = 7) ist ein Hinterlobus-Sporn ausgebildet, was nach KÄLIN (1993: 141) als relativ fortschrittliches Merkmal gedeutet werden könnte. Ob dieses Merkmal tatsächlich phylogenetische Aussagen zuläßt, ist jedoch noch nicht ausreichend geklärt.

Unter den Großsäugern sind Raubtiere wie *Trocharion albanense*, *Proputorius* aff. *sansaniensis* und *Semigenetta sansaniensis* seltene Bestandteile mittelmiozäner Faunen. Anhand der stratigraphischen Verbreitungen dieser Taxa kann die Fundstelle lediglich in den Bereich der Zonen MN 5 bis MN 7+8 eingeordnet werden. *P.* aff. *sansaniensis* und *S. sansaniensis* stimmen zwar morphologisch gut mit den entsprechenden Arten aus Sansan überein, gegenüber diesen haben sie jedoch beide etwas geringere Zahnmaße. Größenmäßig befindet sich die *Semigenetta*-Form vom Maurerkopf zwischen *S.* aff. *sansaniensis* aus Vieux-Collonges und *S. sansaniensis* aus Sansan bzw. Steinheim a. A. Hiermit liegt wiederum ein Indiz für die Einstufung der Fundstelle in die Zone MN 5 oder in den Übergangsbereich MN 5/6 vor.

Die nicht näher bestimmbaren Vertreter der Familien Chalicotheriidae, Rhinocerotidae und Suidae sind biostratigraphisch ohne Belang.

Eine für die Alterseinstufung nützliche Gattung ist der kleinwüchsige Paarhufer *Cainotherium*. Innerhalb der durch Schnauzenverkürzung charakterisierten Entwicklungsreihe von *C. bavaricum* zu *C. huerzeleri* (HEIZMANN 1983) stimmen Morphologie und Längenmaß des am Maurerkopf gefundenen P_3 am besten mit *C. huerzeleri* vom Steinberg überein. Das Breitenmaß dieses Zahnes paßt jedoch besser zur Art *C. bavaricum*. Vermutlich gehört die am Maurerkopf nachgewiesene *Cainotherium*-Form einer modernen Übergangspopulation zwischen den Arten *C. bavaricum* und *C. huerzeleri* an oder sie stellt einen frühen Vertreter von *C. huerzeleri* dar. Die jüngsten Belege von *C. bavaricum* stammen aus der Zone MN 5; *C. huerzeleri* ist bislang nur von zwei Fundstellen im Nördlinger Ries (Steinberg und Goldberg) bekannt, die beide in die Zone MN 6 eingeordnet werden. So läßt sich die Fauna vom Maurerkopf aufgrund *C.* cf. *huerzeleri* biostratigraphisch auf MN 5 bis MN 6, eher Übergangsbereich MN 5/6, einengen.

Ein weiteres Faunenelement ist die Cerviden-Form cf. *Procervulus dichotomus*.



Legende: ■ sichere stratigraphische Reichweite (incl. "aff." und "cf.")

▤ vermutliches stratigraphisches Vorkommen

[1] incl. Übergangsformen: *Galerix symeonidisi-exilis*

[2] ohne *Megacricetodon* aff. *minor* - Formen

[3] incl. Übergangsformen: *Procervulus dichotomus* - *Heteroprox larteti*

[4] genaue Fundstelle unbekannt ("bei Edelbeuren")

[5] Bonlanden: relativ große *Miodyromys* - Form

Abb. 34. Stratigraphische Verbreitung der an der Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf nachgewiesenen Säugetiere innerhalb der Säugereinheiten des europäischen Miozäns; gerastert: stratigraphische Position der Fundstelle aufgrund der untersuchten Säugetier-Reste. Abkürzung: MN = Mammifères Néogènes (MN-Zonen bzw. -„units“ nach Mein 1975 und de Bruijn et al. 1992).

Die systematische Zuordnung kann nicht ohne Vorbehalt gelten, da am Maurerkopf bisher keine Geweihe gefunden wurden, welche für die nähere Bestimmung miozäner Cerviden wichtig sind. Der sichere Nachweis von *Procervulus dichotomus* wäre für das Alter der Fundstelle von großer Bedeutung: das stratigraphische Vorkommen dieser Art reicht nicht über MN 5 (Fundstelle Pontlevoy-Thenay) hinaus. Etwa ab dem mittleren Teil der Zone MN 5 wird *P. dichotomus* durch *Heteroprox larteti* ersetzt, welcher als direkter Nachfahre von *P. dichotomus* gilt. Innerhalb der Zone MN 5 ist die Unterscheidung der beiden Arten, wohl aufgrund des fließenden evolutiven Übergangs, äußerst problematisch (vgl. Rössner 1995: 108). Wegen der unsicheren Determination ist cf. *P. dichotomus* für eine feinstratigraphische Einstufung ungeeignet.

Dorcatherium guntianum ist eine sehr konservative, langlebige Art, die nahezu unverändert in Faunen von MN 4 bis MN 6 nachgewiesen ist.

Gomphotherium angustidens kommt ebenfalls ab MN 4 vor und reicht stratigraphisch bis zur Zone MN 9, womit diese Art stratigraphisch nur eine geringe Bedeutung hat. Darüber hinaus ist die genaue Fundstelle des vorliegenden Einzelzahnes von *G. angustidens* unbekannt.

Vergleicht man die stratigraphischen Reichweiten der 21 in Abb. 34 aufgeführten Säugetiertaxa, so zeigt sich, daß das Maximum mit 18 Taxa in MN 5 liegt. Mit 17 Taxa kommt in MN 6 noch nahezu die gleiche Anzahl an Faunenelementen vor. Deutlich weniger Säugertaxa sind in den Zonen MN 4 und MN 7+8 repräsentiert. Neben relativ altertümlichen Formen wie *Galerix* aff. *symeonidisi* und cf. *Procervulus dichotomus* enthält die Fauna mit *Eumyarion* cf. *medius*, *Proputorius* aff. *sansaniensis* und *Cainotherium* cf. *huerzeleri* auch fortschrittliche Elemente, die für die Zone MN 6 typisch sind. Vier Taxa (*Megacricetodon lappi*, *Eumyarion* cf. *medius*, *Cricetodon* aff. *meini*, *Cainotherium* cf. *huerzeleri*) sind in Europa nur innerhalb der Zonen MN 5 und MN 6 nachgewiesen; bezüglich der Molasse Süddeutschlands trifft dies für zwei weitere Taxa zu (*Keramidomys carpathicus* vel *thaleri*, *Democricetodon mutilus*). Daher läßt sich die Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf biostratigraphisch mit großer Sicherheit in diesen Altersbereich einstufen. Darüber hinaus kann die Fauna aufgrund des gemeinsamen Vorkommen von *Megacricetodon lappi* und *Cricetodon* aff. *meini* sowie der Entwicklungshöhe einzelner Arten sehr wahrscheinlich ins jüngste Orleanium, den oberen Teil der Zone MN 5, gestellt werden.

5.2.2. Edelbeuren-Schlachtberg

Unter den an dieser Fundstelle nachgewiesenen Säugetieren können fünf Taxa (*Hyotherium* cf. *soemmeringi*, *Heteroprox/Euprox* sp., *Dicrocerus elegans*, *Palaeomeryx* sp. und *Dorcatherium guntianum*) für die biostratigraphische Analyse herangezogen werden. Die beiden Arten *Hyotherium soemmeringi* und *Dorcatherium guntianum* erlauben eine Einstufung in die Zonen MN 4 bis MN 6. Vertreter der Gattungsgruppe *Heteroprox/Euprox* und die Art *Dicrocerus elegans* tauchen stratigraphisch erstmals im mittleren Teil der Zone MN 5 auf. Die Gattung *Palaeomeryx* kommt in Süddeutschland von MN 3 bis MN 7+8 vor und läßt somit keine weitere Alterseinengung zu.

Aufgrund der stratigraphischen Reichweiten dieser Großsäuger kann die Fauna der Fundstelle Edelbeuren-Schlachtberg in den Bereich der Zonen MN 5 (mittlerer und oberer Teil) und MN 6, oberes Orleanium bis mittleres Astaracium, eingestuft werden.

5.2.3. Tobel Oelhalde-Süd

Die Säbelzahnkatze *Prosansanosmilus* sp. vel *Sansanosmilus* sp. gestattet eine Einstufung in den Altersbereich MN 4 bis MN 9; der Übergang zwischen den beiden in Frage kommenden Gattungen liegt innerhalb der Zone MN 5 (Heizmann 1980: 19). *Dorcatherium guntianum* reicht stratigraphisch von MN 4 bis MN 6. Die Gattung *Miotragocerus* ist im gesamten Europa von MN 4b bis MN 11 nachgewiesen. Alle übrigen Säugetiertaxa dieser Fundstelle sind biostratigraphisch ohne Bedeutung.

Die Säugerfauna vom Tobel Oelhalde-Süd erlaubt somit eine Einstufung in den Altersbereich der Zonen MN 4b bis MN 6 (mittleres Orleanium bis mittleres Astaracium).

Eine besondere Bedeutung hat in diesem Zusammenhang die an dieser Fundstelle nachgewiesene Boviden-Form *Miotragocerus* sp. Aufgrund der vorgenommenen Alterseinstufung repräsentiert sie zur Zeit den frühesten Vertreter der Gattung *Miotragocerus* in Mitteleuropa. Bisher war *Miotragocerus* im mitteleuropäischen Raum nur aus Faunen von MN 9 bis MN 11 bekannt (vgl. de Bruijn et al. 1992: 79).

5.2.4. Wannenwaldtobel 2

Die Erinaceiden sind hier – wie am Maurerkopf – durch die Gattung *Galerix* und den echten Igel *Mioechinus* sp. vel *Amphechinus* sp. vertreten. Morphologisch gehören die *Galerix*-Zähne vom Wannenwaldtobel am ehesten zur Art *Galerix exilis*; hierauf deutet vor allem der P^3 mit nur einem Innenhügel hin. Die Maße der Zähne liegen in der Größenordnung von *G. exilis* der Fundstelle Steinberg sowie von *G.* aff. *exilis* aus Puttenhausen. Gegenüber der Population von *G. exilis* aus Sansan haben sie etwas geringere Maße. So läßt *G.* aff. *exilis* vom Wannenwaldtobel zwar eine Alterseinstufung der Fauna in MN 5 bis MN 6 zu, diese kann jedoch wegen der nur geringen Fundmenge nicht näher präzisiert werden.

Mioechinus sp. vel *Amphechinus* sp. ist stratigraphisch unbrauchbar, da die beiden Gattungen in Faunen des gesamten Unter- und Mittelmiozäns vorkommen.

Unter den Talpiden entspricht die nachgewiesene *Proscapanus*-Form in der Größe und in der Morphologie gut der Art *P. sansaniensis* vom Steinberg. Allerdings erlaubt das dürftige Fundmaterial keine sichere Artbestimmung, so daß *P.* cf. *sansaniensis* für feinstratigraphische Aussagen nicht geeignet ist.

Eine weitere, kleinere Talpidenart sowie Vertreter der Soriciden und Vespertilioniden (*Myotis* sp.) haben biostratigraphisch ebenfalls keine Bedeutung, da sie nicht näher bestimmbar sind.

Die Hörnchenart *Heteroxerus rubricati* kommt an europäischen Fundstellen von MN 3 bis MN 9 vor. In Süddeutschland ist sie bisher in Faunen nachgewiesen, welche in die Zonen MN 4 bis MN 6 einzuordnen sind (Ziegler 1995: 9). Für eine genauere Alterseinstufung ist *H.* aff. *rubricati* vom Wannenwaldtobel unbrauchbar. Dies gilt auch für das Flughörnchen der Gattung *Miopetaurista*; das vorliegende M_3-Fragment, ein Einzelfund, könnte größenmäßig zur der aus Vieux-Collonges bekannten Art *Miop. lappi* gehören.

Der kleine Gliride *Microdyromys praemurinus* vel *miocaenicus* läßt sich nicht eindeutig einer Art zuordnen. Metrisch stimmen die vorliegenden Zähne sowohl mit *M. praemurinus* aus Vieux-Collonges und Schönenberg als auch mit *M. miocaenicus* aus Puttenhausen und Sansan überein. Aufgrund der Ausbildung der Quergrate an den Oberkieferzähnen liegt wohl eine Übergangsform bezüglich der beiden in Frage kommenden Arten vor; demnach dürfte die Fauna in MN 5 bis MN 6, eher MN 5, eingestuft werden. Angesichts der geringen Zahnmenge gilt dies jedoch nur mit Vorbehalt.

Miodyromys aegercii vom Wannenwaldtobel liegt größenmäßig zwischen *M.* aff. *aegercii* aus Puttenhausen und *M. aegercii* aus Sansan; morphometrische Übereinstimmung zeigt sich mit der Population aus Sandelzhausen. Das Entwicklungsniveau der vorliegenden Gliridenart spricht für eine Datierung der Fauna in die Zone MN 5 oder in den Übergangsbereich der Zonen MN 5 und MN 6.

Megacricetodon minor paßt metrisch gut zu den gleichartigen Populationen aus Ziemetshausen und Sansan. Das Vorkommen von *M. minor* bedeutet MN 5 als Un-

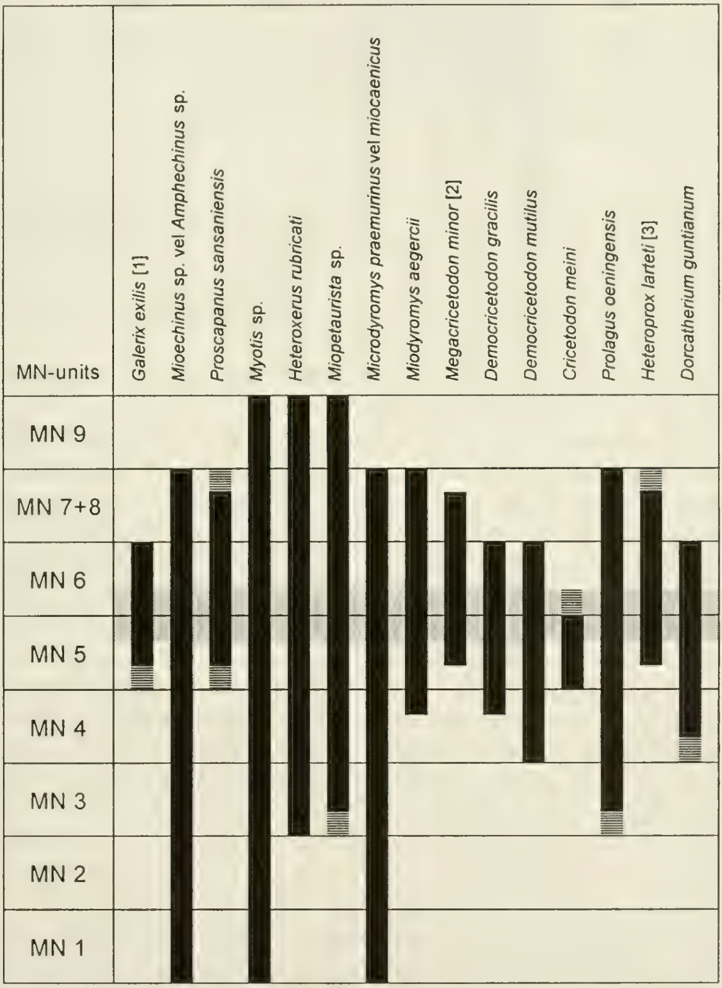


Abb. 35. Stratigraphische Verbreitung der an der Fundstelle Wannenwaldtobel 2 nachgewiesenen Säugetiere innerhalb der Säugereinheiten des europäischen Miozäns; gerastert: stratigraphische Einstufung der Fundstelle aufgrund der untersuchten Säugetier-Reste. Abkürzung: MN = Mammifères Néogènes (MN-Zonen bzw. -„units" nach MEIN 1975 und DE BRUIJN et al. 1992); Legende: siehe Abb. 34.

tergrenze und MN 7+8 als Obergrenze für die biostratigraphische Einordnung, wobei auch der ältere Teil von MN 5 ausgeschlossen werden kann. Die Größe von *M. minor* macht eine Zuordnung der Fauna in den Altersbereich höheres MN 5 bis MN 6 wahrscheinlich.

Die Cricetiden-Art *Democricetodon gracilis* ist für feinstratigraphische Zwecke nur von geringer Bedeutung, da sie von MN 4b bis MN 6 unverändert vorkommt. Darüber hinaus ist *D. gracilis* an der Fundstelle Wannenwaldtobel 2 nur sehr spärlich belegt.

Democricetodon mutilus zeigt im Zahnbau weitgehende Übereinstimmung mit den Populationen von Langenmoosen und Puttenhausen: an den M_{1-2} und M^{1-2} zeigen sich fast ausschließlich kurze bis halblange Mittelsporne (Mesoloph bzw. Mesolophid). Gegenüber dem Zahnmaterial der bayerischen Fundstellen lassen sich auch metrisch keine auffälligen Unterschiede feststellen. *D. mutilus* kann ebenfalls als Indiz für die Einstufung in MN 5 oder in den Übergangsbereich MN 5/6 angesehen werden.

Eumyarion sp. ist zwar aufgrund der geringen Zahngröße taxonomisch interessant, für biostratigraphische Belange kann diese Cricetiden-Form jedoch ausgeklammert werden.

Cricetodon aff. *meini* ist für die biostratigraphische Datierung der Fauna sehr hilfreich; das Vorkommen von *C. meini* ist in Süddeutschland und in der Schweiz bislang auf den oberen Teil von MN 5 und den Übergangsbereich MN 5/6 beschränkt. Morphologisch besteht große Übereinstimmung mit *C. meini* aus Vieux-Collonges. Die metrischen Werte der M_1 liegen im Überlappungsbereich der Population aus Vieux-Collonges und *C.* aff. *aureus* vom Steinberg .

Prolagus oeningensis ist in der Molasse von MN 3 bis MN 7+8 nachgewiesen und erlaubt keine feinstratigraphischen Aussagen.

Unter den Großsäugern indiziert *Heteroprox larteti* ein Höchstalter von MN 5. Der evolutive Übergang von *Procervulus dichotomus* zu *H. larteti* liegt etwa im mittleren Bereich dieser Zone. *Dorcatherium guntianum*, ein zahlreich belegter Paarhufer, kommt in Faunen von MN 4 bis MN 6 vor. Somit läßt sich das Alter der Fundstelle anhand der beiden Großsäugerarten auf MN 5 bis MN 6 einengen. Die nicht näher bestimmbaren Proboscidier-Reste sind stratigraphisch nicht nutzbar.

Aus allen diesen Gesichtspunkten ergibt sich für die Fauna der Fundstelle Wannenwaldtobel 2 eine biostratigraphische Einstufung in den oberen Teil der Zone MN 5 oder in den Übergangsbereich MN 5/6 (jüngstes Orleanium bis ältestes Astaracium). Die stratigraphische Reichweite und Entwicklungshöhe einzelner Faunenelemente deuten darauf hin, daß die Fundstelle einerseits jünger ist als die Faunen von Puttenhausen und Sandelzhausen, andererseits aber älter als jene von Sansan und vom Steinberg.

5.2.5. Bonlanden

Der einzelne *Miodyromys*-Zahn liegt metrisch deutlich oberhalb der Größenbereiche von *M. aegercii* aus Sandelzhausen und Sansan. Morphologisch stimmt der Zahn jedoch gut mit dieser Art überein. Ob es sich hierbei um eine moderne Form von *M. aegercii* handelt oder ob eine andere *Miodyromys*-Art vorliegt, kann anhand des Einzelfundes nicht entschieden werden.

Cricetodon cf. *sansaniensis* ist an der Fundstelle ebenfalls nur durch einen Einzelzahn belegt, der morphometrisch zur Population von *C. sansaniensis* der Typuslo-

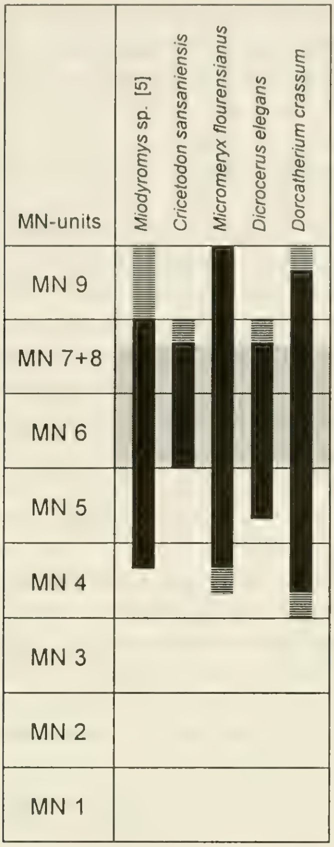


Abb. 36. Stratigraphische Verbreitung der an der Fundstelle Bonlanden (Illertal) nachgewiesenen Säugetiere innerhalb der Säugereinheiten des europäischen Miozäns; gerastert: stratigraphische Einstufung der Fundstelle aufgrund der untersuchten Säugetier-Reste. Abkürzung: MN = Mammifères Néogènes (MN-Zonen bzw. -„units" nach Mein 1975 und de Bruijn et al. 1992); Legende: siehe Abb. 34.

kalität Sansan paßt. Gegenüber *C. meini* aus Vieux-Collonges sowie *C.* aff. *aureus* vom Steinberg (Bolliger 1994: 123) ist die *Cricetodon*-Form von Bonlanden merklich evoluierter. Die bisher bekannten Vorkommen von *C. sansaniensis* erlauben eine stratigraphische Einstufung der Fauna in die Zonen MN 6 bis MN 7+8.

Für cf. *Micromeryx flourensianus* besteht im Zahnbau und in der Größe weitgehende Übereinstimmung mit der Population von *M. flourensianus* aus Steinheim a. A. In der OSM Bayerns ist *Micromeryx* erstmals im Brockhorizont sicher belegt, wie Heissig (1989a: 253) berichtet. Biostratigraphisch werden die Vorkommen der Brockhorizonte heute in den Übergangsbereich der Zonen MN 5 und MN 6 gestellt (Reichenbacher, Böttcher et al. 1998: 142–143).

Das gemeinsame Vorkommen der beiden Großsäuger *Dicrocerus elegans* und *Dorcatherium* cf. *crassum* ermöglicht lediglich eine Alterseinengung der Fauna in die Zonen MN 5 bis MN 7+8.

Unter Berücksichtigung aller Einzeldaten läßt sich die Fundstelle Bonlanden biostratigraphisch in den Bereich der Säugerzonen MN 6 und MN 7+8 (Astaracium) einordnen. Freilich steht diese Aussage wegen der geringen Materialbasis und des Fehlens weiterer Taxa derzeit noch auf schwachem Fundament.

6. Stratigraphische Schlußfolgerungen

Im folgenden sollen die litho- und biostratigraphischen Ergebnisse für die wichtigsten Säugetier-Fundstellen zusammengefaßt und diskutiert werden.

Topographisch liegt die Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf etwa 45 m unterhalb der Basisschichten des Brockhorizont-Bereiches (Hochgeländ), so daß sie bereits lithostratigraphisch sehr wahrscheinlich in den präriesischen Bereich der OSM eingeordnet werden kann. Aufgrund der säugetierpaläontologischen Auswertung gilt die biostratigraphische Einstufung der Fundstelle in den oberen Teil der Zone MN 5 (unteres Mittelmiozän) bzw. in den präriesischen Bereich der OSM als gesichert. Die Fauna Edelbeuren-Maurerkopf ist einerseits jünger als die Faunen von Puttenhausen und Sandelzhausen (beide MN 5), andererseits aber älter als jene von Sansan (MN 6). Die Cricetiden-Fauna von Edelbeuren-Maurerkopf zeigt in ihrer Zusammensetzung (insbesondere das gemeinsame Vorkommen von *Megacricetodon lappi* und *Cricetodon* aff. *meini*) wie auch in der Entwicklungshöhe der einzelnen Taxa weitgehende Übereinstimmung mit den Faunen von Ebershausen, Mohrenhausen und Unterneul 1a. Biostratigraphisch kann Edelbeuren-Maurerkopf somit in die unmittelbare Nähe dieser Lokalitäten gestellt werden.

Die im Wannenwaldtobel nur wenige Meter über dem – eigentlichen – Brock-

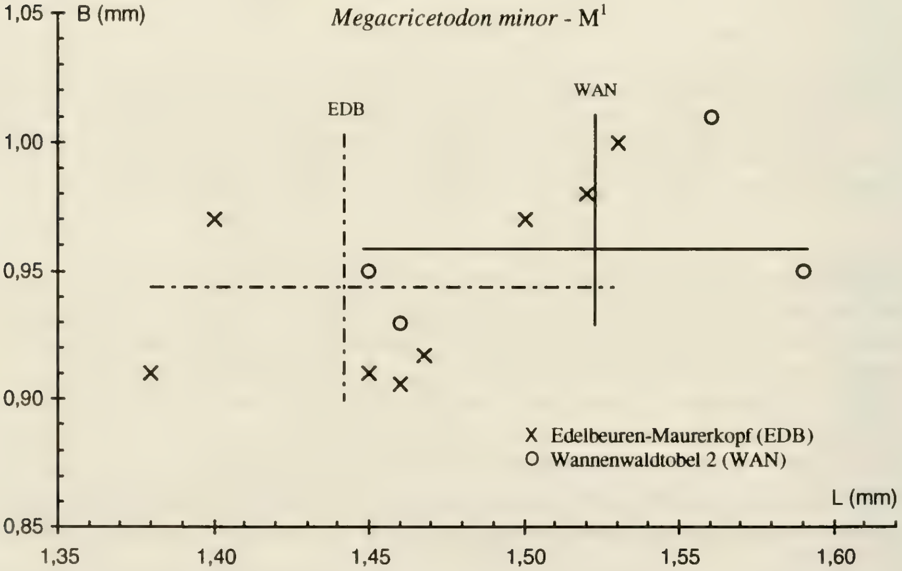


Abb. 37. *Megacricetodon minor* – Größenvergleich der M^1 von den Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf und Wannenwaldtobel 2. Die Streubereiche der beiden Populationen sind durch Achsenkreuze gekennzeichnet, wobei die Schnittpunkte die jeweiligen Mittelwerte anzeigen.

horizont aufgeschlossene Wirbeltier-Fundschicht, Wannenwaldtobel 2, enthält noch zahlreiche kleine Malmkalk-Bruchstücke und gehört deshalb lithostratigraphisch zum postriesischen Brockhorizont-Bereich. Die Klein- und Großsäugerfauna von Wannenwaldtobel 2 erlaubt eine Einstufung in den oberen Teil der Zone MN 5 oder in den Übergangsbereich MN 5/6. Berücksichtigt man die Tatsache, daß die Hamsterartigen *Megacricetodon minor* und *Cricetodon* aff. *meini* von dieser Fundstelle im Durchschnitt größer sind als die entsprechenden Populationen vom Maurerkopf (siehe z.B. Abb. 37), so dürfte Wannenwaldtobel 2 etwas jünger als Edelbeuren-Maurerkopf (oberer Teil von MN 5) sein. Hierfür spricht auch das höhere Entwicklungsniveau von *Galerix* aff. *exilis* aus dem Wannenwaldtobel gegenüber *G.* aff. *symeonidisi* von Edelbeuren-Maurerkopf. Biostratigraphisch kann die Fauna Wannenwaldtobel 2 somit am ehesten in den Übergangsbereich der Säugetierzonen MN 5 und MN 6 gestellt werden. Ob das Fehlen der am Maurerkopf nachgewiesenen Hamsterart *Megacricetodon lappi* stratigraphische oder ökologische Gründe hat, ist ungewiß. Das Fehlen von *M. lappi* in der Fauna Wannenwaldtobel 2 paßt jedoch gut zur vorgenommenen Alterseinstufung – die Art reicht stratigraphisch nicht bis zum Grenzbereich MN 5/6. Inner- und oberhalb des Brockhorizont-Bereiches ist *M. lappi* bisher nicht nachgewiesen.

Lithostratigraphisch kann Wannenwaldtobel 2 überregional mit den bayerischen Fundstellen Ziemetshausen 1b und Unterneul 1c korreliert werden, da diese ebenfalls innerhalb des süddeutschen Brockhorizont-Bereiches liegen. Anhand vergleichender Untersuchungen an Cricetiden aus der OSM von Bayern und der Ostschweiz stellt BOLLIGER (1994: 131, Abb.10) den Brockhorizont von Unterneul (NE' von Augsburg) in den Grenzbereich der Säugerzonen MN 5 und MN 6. In den gleichen Altersbereich wird auch die Fauna von Uzwil-Nutzenbuech (W' von St. Gallen) eingestuft, die aus Sedimenten nur wenig oberhalb des in der Ostschweiz vorkommenden Malmkalk-Blockhorizontes, der Entsprechung des süddeutschen Brockhorizontes, stammt (REICHENBACHER, BÖTTCHER et al. 1998: 143). Die Datierungen stimmen mit der stratigraphischen Einordnung der Fundstelle Wannenwaldtobel 2 überein. Basierend auf diesen Ergebnissen ist also der Zeitpunkt des Ries-Impakts vor etwa 15,0 Millionen Jahren biostratigraphisch mit dem jüngsten Teil der Säugetierzone MN 5 oder mit dem Übergangsbereich MN 5/6 korrelierbar. Dies entspricht dem unteren Mittelmiozän oder der Mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse.

Aus diesem Befund ergibt sich, daß die von BUCHNER et al. (1996) postulierte stratigraphische Verschiebung der OSM-Basis (Ältere Serie; z.B. Fundstelle Günzburg-Umgehungsstraße: Säugerzone MN 4b, vgl. REICHENBACHER, BÖTTCHER et al. 1998: 137) in den postriesischen Bereich der Molasseabfolge unzutreffend ist. BUCHNER et al. (1996) korrelieren die Grimmelfinger Schichten (= Graupensande) mit dem Riesereignis und verschieben sie somit vom Unter- ins Mittelmiozän. Als wesentliches Argument hierfür dient der mutmaßliche Nachweis stoßwellenmetamorph beeinflußter Gerölle, die aus Graupensanden der Ulmer Gegend (Sandgruben bei Eggingen) stammen. Gegen die Korrelation der Grimmelfinger Schichten mit dem Ries-Impakt sprechen zahlreiche litho- und biostratigraphische Daten, die im Juli 1997 während einer Tagung in Tübingen eingehend diskutiert wurden; ausführliche Beiträge zu dieser Thematik lieferten REICHENBACHER, BÖTTCHER et al. (1998) sowie REICHENBACHER, DOPPLER et al. (1998) und BUCHNER et al. (1998).

Die Fundschicht Tobel Oelhalde-Nord 1, ein Malmkalk-Brockhorizont, kann lithostratigraphisch mit der Fundstelle Wannenwaldtobel 2 korreliert werden.

Tab. 15. Biostratigraphische Einstufung der bearbeiteten Säugetierfaunen und ihre vermutliche Position bezüglich weiterer Faunen des europäischen Neogens; lithostratigraphische Ergebnisse wurden mitberücksichtigt.

Referenz-Fundst.	Säugerzonen	Fundstellen		Insectivora						Ch.	Rodentia														La	Carnivora				Pe	Artiodactyla										Pr
Europa	MN-units	Süddeutschland	Schweiz	*Galerix symeonidisi* [1]	*Galerix exilis* [1]	*Mioechinus* sp. vel *Amphechinus* sp.	*Miosorex* sp.	*Plesiodimylus* sp.	*Proscapanus sansaniensis*	*Myotis* sp.	*Heteroxerus rubricati*	*Miopetaurista* sp.	*Steneofiber* sp.	*Keramidomys carpathicus* vel *thaleri*	*Microdyromys miocaenicus*	*Paraglirulus werenfelsi*	*Miodyromys aegercii* [2]	*Megacricetodon minor* [3]	*Megacricetodon lappi*	*Democricetodon gracilis*	*Democricetodon mutilus*	*Eumyarion medius*	*Cricetodon meini*	*Cricetodon sansaniensis*	*Prolagus oeningensis*	*Trocharion albanense*	*Proputorius sansaniensis*	*Semigenetta sansaniensis*	*Pros*. sp. vel *Sansanosmilus* sp. [4]	*Brachypotherium brachypus*	*Hyotherium soemmeringi*	*Cainotherium huerzeleri*	*Micromeryx flourensianus*	*Procervulus dichotomus* [5]	*Heteroprox/Euprox* sp. [5, 6, 7]	*Dicrocerus elegans*	*Palaeomeryx* sp.	*Dorcatherium guntianum*	*Dorcatherium crassum*	*Miotragocerus* sp.	*Gomphotherium angustidens* [8]
Can Llobateres	MN 9	"obermiozane	Einwanderungswelle"	▨	▨	▨	x	x	▨	:	x	x	x	▨	▨	x	▨	▨	▨	▨	▨	▨	▨	▨	▨	x	:	x	:	:	▨	▨	x	▨	:	▨	▨	▨	x	x	x
La Grive M			Anwil	▨	▨	:		x	?	:		x	x	▨	x	x	x	▨	▨	▨	▨	▨	▨	?	x		:	x	:	:	▨	▨	x	▨	x	:	x	▨	x		
	MN 7+8			▨	▨	:	x	x	x	x		x		▨			x	x	▨	▨	▨	▨	▨	:	x	x	:		:	:	▨	▨	x	▨	x	:		▨			
		Steinheim a. A. (incl. "Kleini")		▨	▨	x	x		?					▨	x		x	x	▨	▨	▨	▨	▨	:	x	x	?	x	x	x	▨	▨	x	▨	x	:	x	▨	x		x
Sansan			Gerstel / Langnauer Berg	▨	:			x						x			x	?	▨	:	:	:	▨	:	x		:				:	▨		▨		:		:			
		Steinberg (Ries)		▨	x				x								x	x	▨	:	x	:	▨	x	x		:				:	x		▨		:		:			
	MN 6			▨	x	x	x	x	x	x		x	x		x		x	x	▨	:		x	▨	x	x		x	x	x	x	:		x	▨	x	x	x	:	x		x
	?	Bonlanden (Iller)		▨													?		▨	:			▨	x							:		?	▨		x		:	x		
	MN 5/6	Gisseltsh. 1b / Laimering 2/3		▨					x			x		x	x	x	x	x	▨	x	x	x	▨	?	x						:		x	▨	x			:			x
		Gisseltshausen 1a		▨				x	x			x		x	x	x	x		▨	x	x		▨	▨	x						:		x	▨	x			:			
		Stätzling		▨									x						▨				▨	▨	x					x	x		x	▨	x	x	x	x	x		x
		Gallenbach 2b/2c/3a		▨				x	x				x	x	x	x	x	x	▨	x	x	x	x	▨	x						x		x	▨		x	x				x
			Rümikon	▨														x	▨	?		x	x	▨				x					:	▨		x					
			Sagentobel	▨														x	▨		x	x	x	▨									:	▨							
			Uzwil-Nutzenbuech	▨				x						x		x	?	x	▨	x	x	x		▨	x								:	▨							
Brockhorizont-Bereich	MN 5/6	Wannenwaldtobel 2		▨	x	x			x	x	x	x			?		x	x	▨	x	x		x	▨	x								:	▨	x			x			
		Tobel Oelhalde-Nord 1		▨															▨					▨						x			:	▨							
		Ziemetshausen 1b		▨							x	x						x	▨		x		x	▨	x					x			:	▨	x	x	x	x			
		Unterneul 1c	"Ries-Impakt.	▨														x	▨		x			▨	x								:	▨			x				
		Unterneul 1a / Enghausen	ca. 15,0 Mio. Jahre"	▨	x				x			x		x	x	x	x	x	x	x	x		x	▨						x			:	▨	x						x

Tab. 15. (Fortsetzung)

		Tobel Oelhalde-Süd																											X								?	X		X	
		Edelbeuren-Schlachtberg											X																		X				X	X	X	X			
		Edelbeuren-Maurerkopf		?		X	X	X						X	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X	X	X				X		?				X			X
		Ebersh. / Mohrenhausen									X	X						X	X	X	X		X																		
			Frohberg														X	X	X						X																X
			Vermes 1/2	?		X	X	X	?			X		X			X		?	X	X				X						X										
Pontl.-Thenay	MN 5							X				X	X				X		X		X				X			X	?					X		X	X				
			Rodenberg (Schlattingen)		?							X	X				X			X		X			X						X										X
			Tobel / Hotwiel / Güntisb.				X	X						X	X	X		X		X	X				X																
			Matt / Chlaustobel B/C		X		X							X			X	X		?					X																
		Sandelzhausen			X	X	X		X	?			X	X	X		X			X	X				X						X				X		X		X		X
		Puttenhausen			X	X	X	X	X		X	X		X	X	X	X	?		X	X				X										X						
			Hüllistein / Martinsbrünneli					X				?	X	X	X		X			?	X				X						X								?		X
		Langenm. / Bellenberg 1/2						X			X	X		X						X	X				X						?										
	MN 5	Engelswies / Schellenfeld		?				X			X	?		X	?		?			X	X				X						X						X		X		X
	Basis		Erlistr.88, Buchberg	X													X				?				X																?
		Günzburg-Umgehungsstr.		X				X				X	X				X			X					X													X			
	MN 4b	Forsthart / Rembach		X			X	X	?		?	X					X			X					X																
		Langenau 1											X																X					X					X		X
			Tägernaustraße-Jona	X				X		X		?					X																								
La Romieu	MN 4			?			X		?	X	X	X	X								X				X					X	X			X			X		?		X
Wintersh.-West	MN 3	"untermiozäne	Einwanderungswelle"				X	X				X													X									X			X				

Legende:
X sicherer Nachweis sowie "aff."- und "cf."-Formen
? fraglicher Nachweis
stratigraphische Reichweite anhand der aufgeführten Fundstellen
erwartete stratigraphische Reichweite

Anmerkungen:
[1] incl. Übergangsformen: *Galerix symeonidisi-exilis*
[2] Bonlanden: relativ große *Miodyromys*-Form
[3] ohne *Megacricetodon* aff. *minor*
[4] *Sansanosmilus*: sicherer Nachweis ab MN 6
[5] incl. Übergangsformen. *Procervulus dichotomus* - *Heteroprox larteti*
[6] Wannenwaldtobel 2: *Heteroprox larteti*
[7] *Euprox*: ab MN 6 nachgewiesen
[8] Edelbeuren-Maurerkopf: Fundstelle unsicher ("bei Edelbeuren")

Bearbeitete Fundstellen: unterstrichen

Literatur: BOLLIGER (1992, 1994); DE BRUIJN et al. (1992); BURGISSER et al. (1983); ENGESSER (1972); ENGESSER et al (1981). DEHM (1957); FAHLBUSCH, GALL & SCHMIDT-KITTLER (1974); FAHLBUSCH & WENYU (1981); GINSBURG (1985); HANTKE (1992), HEISSIG (1989a+b, 1995, 1997); HEIZMANN et al (1980); HEIZMANN & FAHLBUSCH (1983); KÄLIN (1993), MEIN (1989), MAYR (1979); MOYA-SOLA (1983); REICHENBACHER et al. (1998a); RÖSSNER (1995), ROMAN & VIRET (1934), SCHOLZ (1986); WENYU (1982, 1990), ZIEGLER (1995); ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986)

Demnach dürften Tobel Oelhalde-Nord 1 und Wannenwaldtobel 2 altersmäßig nahezu identisch sein: postriesisch, Übergangsbereich MN 5/6. Der bisher einzige bestimmbare Säugetierrest von Tobel Oelhalde-Nord 1, ein oberer Backenzahn von *Brachypotherium brachypus*, ist für feinstratigraphische Aussagen unbrauchbar, da die Art von MN 4 bis MN 9 nahezu unverändert vorkommt.

Innerhalb der Schichtenabfolge des Hochgeländs liegt die Fundstelle Tobel Oelhalde-Süd nur wenige Meter unterhalb des Brockhorizont-Bereiches. Somit gehört sie zwar noch in den präriesischen Teil der OSM, doch kann der Altersunterschied bezüglich der Brockhorizonte wegen dem geringen Profilabstand zu den Basisschichten des Brockhorizont-Bereiches nur unbedeutend sein. Aufgrund der lithostratigraphischen Verhältnisse läßt sich Tobel Oelhalde-Süd zwischen Edelbeuren-Maurerkopf einerseits und dem Brockhorizont-Bereich andererseits einordnen, was biostratigraphisch dem jüngsten Teil der Zone MN 5 oder dem Übergangsbereich MN 5/6 entspricht. Die an der Fundstelle Tobel Oelhalde-Süd nachgewiesene Säugetierfauna erlaubt hingegen nur eine Einstufung in die Zonen MN 4b bis MN 6.

Nach der topographischen Höhenlage gehört die Fundstelle Edelbeuren-Schlachtberg vermutlich dem präriesischen Abschnitt der OSM an. Biostratigraphisch kann die Fauna von dort auf MN 5 (mittlerer und oberer Teil) bis MN 6 eingeengt werden. Edelbeuren-Schlachtberg liegt höhenmäßig zwischen der Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf (Luftlinie etwa 1 km NE' vom Schlachtberg entfernt) und dem Brockhorizont-Bereich des Hochgeländs, so daß wiederum eine Einstufung in den oberen Teil der Zone MN 5 oder in den Übergangsbereich MN 5/6 wahrscheinlich ist.

Recht problematisch ist die stratigraphische Einordnung der Fundstelle Bonlanden. Aufgrund der topographischen Höhenlage der Fundschicht, einer Aufarbeitungslage etwa 40 m unterhalb der Brockhorizonte des Hochgeländs, müßte für sie eigentlich ein präriesisches Alter angenommen werden. Hierfür würde auch das etwa gleiche Höhenniveau der nur ca. 4 km NW' von Bonlanden liegenden – eindeutig präriesischen – Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf sprechen. Demgegenüber steht jedoch die biostratigraphische Einstufung der Säugerfauna von Bonlanden in den Bereich der Zonen MN 6 bis MN 7+8, welches dem postriesischen Teil der OSM entspricht. Die widersprüchlichen litho- und biostratigraphischen Befunde können vorerst nur durch fluviatile Eintiefung oder tektonisch – durch eine Abschiebung – erklärt werden. Eine solche hypothetische Störung müßte demnach westlich der Fundstelle Bonlanden im Gebiet zwischen Rot- und Illertal vorhanden sein, möglicherweise unmittelbar am westlichen Talhang der Iller. Da die biostratigraphische Alterseinstufung der Fauna Bonlanden lediglich auf sehr wenigen Fundstücken beruht und somit vorerst nur ungenügend abgesichert ist, steht diese tektonische Interpretation freilich auf relativ schwachem Fundament.

Etwa 9 km NE' der Stadt Biberach a. d. Riß befindet sich die von Probst 1857 entdeckte und besammelte Pflanzen- und Wirbeltierfundstelle Heggbach. Sie läßt sich aufgrund der topographischen Höhenlage (etwa 55 m unterhalb des Brockhorizont-Bereiches) sowie der geographischen Position bezüglich des Hochgeländs (siehe Abb. 2 und Kap. 3.3) eindeutig in den präriesischen Teil der OSM einordnen. Das gemeinsame Vorkommen des Hamsterartigen *Megacricetodon germanicus* (Zöbelein 1983: 173) und der ursprünglichen Hirschgattung *Procervulus* (Heizmann 1992: 35) spricht deutlich für eine Zugehörigkeit der Heggbacher Funde zur Zone MN 5 der Säugerstratigraphie.

Die Tabelle 15 zeigt die stratigraphische Einstufung der bearbeiteten Säugetier-Fundstellen und ihre vermutliche Position im Vergleich mit anderen Fundstellen des europäischen Neogens. In der Tabelle ist auch der lithostratigraphische Bereich der Brockhorizonte eingezeichnet.

7. Palökologischer Teil

7.1. Sedimentologische Aspekte

OSM-Aufschlüsse der Biberacher Gegend zeigen feinkörnige Quarzsande mit Aufarbeitungslagen sowie mit Ton- und Mergeleinschaltungen. Die wechselnden Korngrößen sprechen für veränderliche Ablagerungsbedingungen, von der schnellen Schüttung grober Aufarbeitungslagen bis zur ruhigen Sedimentation von Feinsanden, Mergeln und Tonen. Schräg- und Kreuzschichtung in den Sanden weisen auf Ablagerung durch Flüsse hin.

Sande wurden vor allem in den Hauptabflußrinnen abgelagert. Aufgrund des geringen Gefälles im Molassebecken änderten die Flüsse häufig ihren Lauf, sie mäandrierten. Dabei setzten sie das transportierte Material großflächig ab. Während Hochwasserphasen wurde nicht nur Sand, sondern auch gröberes Material (Brockhorizont- und Feinkieskomponenten, Ton- und Mergelgerölle sowie größere Fossilreste) transportiert, das größtenteils von niedergebrochenen, unterschnittenen Flußufern (Prallhängen) stammen dürfte. So enthalten fluviatile Aufarbeitungslagen zahlreiche Komponenten aus Schichten, die bereits zuvor abgelagert worden waren

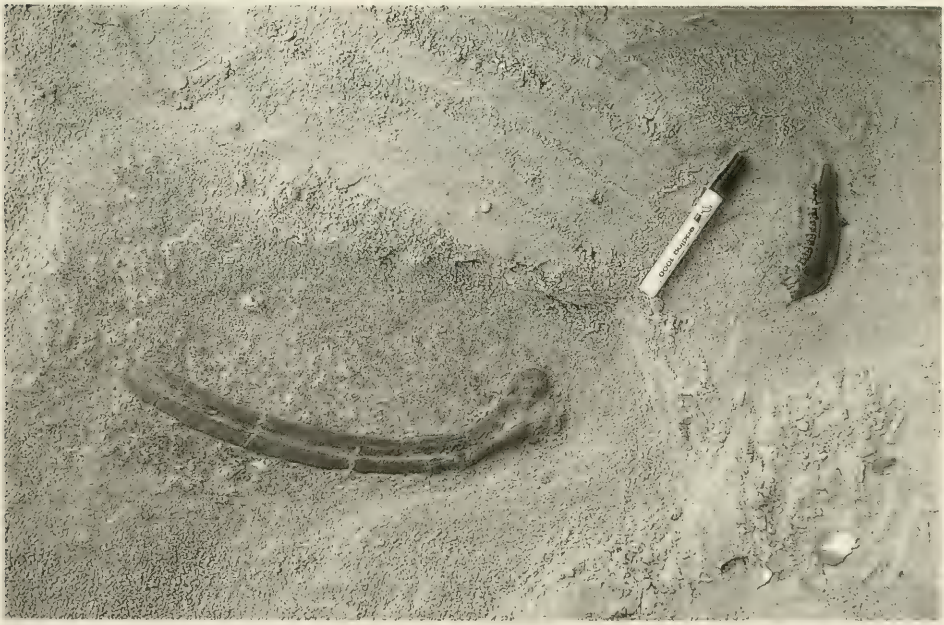


Abb. 38. Freigelegte Großsäugerreste an der Fundstelle Edelbeuren-Maurerkopf. In der Fundschicht liegen eine Nashornrippe und ein Unterkieferast eines Gabelhirsches (cf. *Procervulus*) relativ dicht zusammen. Länge des Maßstabes etwa 14 cm.

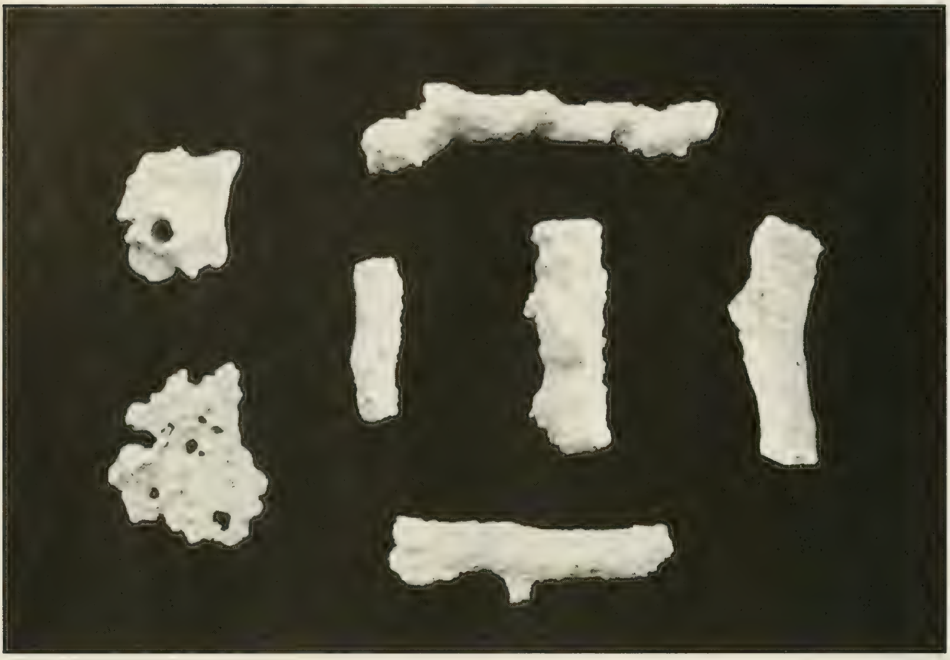


Abb. 39. Längliche und flächige Sandsteinkonkretionen aus den Fundschichten Edelbeuren-Maurerkopf und Bonlanden. Die Gestalt der Konkretionen und innere Hohlräume lassen eine um Pflanzenreste erfolgte postsedimentäre Bildung vermuten. Länge der rechten Konkretion etwa 6 cm.

und sich nahe der ehemaligen Erdoberfläche befanden. Infolge fluviatiler Frachtsonderung und durch Zusammenschwemmung kam es lokal zur Konzentration organischer Bestandteile. Neben den Resten von Mollusken (vor allem Gastropodengehäuse) und kleineren Wirbeltieren wurden gelegentlich auch isolierte Knochen und Zähne von Großsäugern eingebettet (Abb. 38). Aufarbeitungslagen bilden den weitaus größten Teil der Fundschichten im Biberacher Raum. An diesen Fundstellen finden sich Wirbeltierfossilien in nahezu sämtlichen Erhaltungszuständen: von kleinen abgerollten Fragmenten über scharfkantige Bruchstücke bis hin zu vollständigen Knochen und Zähnen. Lediglich zusammenhängende Skelette oder Skeletteile fehlen völlig.

Für die meisten Aufarbeitungslagen der Edelbeurener Gegend sind kleine bis mittelgroße Sandsteinkonkretionen charakteristisch, die in ihrer Gestalt oft an pflanzliche Reste erinnern. Längliche, teils verzweigte Formen weisen im Inneren häufig einen durchgehenden Hohlraum auf. Flächige Ausbildungen zeigen runde bis ovale Öffnungen, deren Ränder auf einer Seite manchmal wulstartig hervortreten (Abb. 39). Es handelt sich um Konkretionen mit kalkigem Bindemittel, die sich vermutlich kurz nach der Schüttung des Sedimentes um Pflanzenmaterial wie Wurzelresten oder Stengelchen gebildet haben. Nach der Zersetzung der pflanzlichen Substanz blieben nur die konkretionären Umkrustungen erhalten. Die bis etwa 10 cm langen Gebilde stellen einen Hauptteil der Komponenten bestimmter Fundschichten (u. a. Maurerkopf, Bonlanden) dar. Möglicherweise haben die dort durch zahlreiche Gyrogonite belegten Characeen eine wesentliche Rolle bei der Entstehung der Sandsteinkonkretionen gespielt (Umkrustung von Characeen-Stengelchen).

Die Brockhorizonte (SACH 1997) sind fluviatile Aufarbeitungslagen mit Komponenten aus Oberjurakalk. Diese Komponenten werden als weit ausgesprengte Riestrümmer gedeutet. In der Umgebung des Nördlinger Rieses stehen heute noch Malmkalke an, und dies war auch im Bereich des Rieskessels selber vor der Katastrophe der Fall. Durch den Meteoriteneinschlag wurden die oberflächennahen Gesteine am weitesten in seitlicher Richtung ausgeworfen. Man nimmt an, daß eine Schuttdecke der Auswürflinge bis weit ins Molassebecken reichte. Die ortsfremden Kalkstücke der Brockhorizonte lassen sich als Relikte dieser Schuttdecke verstehen (vgl. Kap. 3.2.). Nach bisherigem Wissensstand soll der Meteoriteneinschlag vor etwa 15 Millionen Jahren kaum größere Auswirkungen auf die Entwicklung der Fauna verursacht haben (HEISSIG 1986 und 1989a).

Mergel, Tone und kohlige Sedimente weisen, wie erwähnt, auf ruhige Ablagerungsverhältnisse hin. Größtenteils wurden sie in Stillgewässern wie abgedämmten Altwasserarmen, Tümpeln oder kleineren Seen gebildet. Geringmächtige, durchhaltende Mergelschichten weisen auf Überflutungen hin. Die Fundschicht Wannenwaldtobel 2 besteht aus unterschiedlich verfestigtem Kalkmergel und wurde wohl in einem kleinen Stillgewässer abgelagert. Es kann keine große Ausdehnung gehabt haben, da die aufgeschlossene Mergelschicht geringmächtig ist und horizontal nur einige Meter durchhält. Neben zahlreichen Süßwasserschnecken kommen darin auch Reste verschiedener Fischgattungen häufig vor. Durch Zähne und einzelne Hautpanzerplatten sind Krokodile belegt; vermutlich stammen mehrere aufgefundene Koprolithen ebenfalls von diesen Tieren. Krokodile dürften demnach unmittelbar an der Fundstelle Wannenwaldtobel 2 gelebt haben. Ob jedoch die bisher nachgewiesenen Großsäuger (Wassermoschustiere und Hirschartige) teils Beutetiere von Krokodilen waren, kann nicht bewiesen werden. Mitunter wurden Knochen- und Kieferreste gefunden, die schräg bzw. senkrecht im Sediment steckten (z.B. Taf. 13, Fig. 7). Solche Befunde können nur durch Einbettung und Verlagerung der Organismenreste in relativ weichem Sediment erklärt werden. Wirbeltierfossilien sind in der Fundschicht Wannenwaldtobel 2 nicht homogen verteilt, sondern liegen zumeist in „Nestern“ (Anreicherungen) vor, die wahrscheinlich infolge schwacher Wasserbewegung am Ufer oder in Senken des Gewässers zusammengeschwemmt wurden.

7.2. Zusammensetzung der Säugetierfaunen

Bisher sind an den bearbeiteten Fundlokalitäten insgesamt 65 Wirbeltiertaxa nachgewiesen, unter denen die Säugetiere mit 45 Taxa die vielfältigste Wirbeltiergruppe darstellen. Dabei stammt der überwiegende Anteil der Faunenelemente von den beiden Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf (29 Säugertaxa) und Wannenwaldtobel 2 (20 Säugertaxa). Das Formenspektrum der Säugetiere umfaßt 8 verschiedene Ordnungen und 24 Familien, wobei sowohl Kleinsäuger (Insectivora, Chiroptera, Rodentia, Lagomorpha) wie Großsäuger (Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, Proboscidea) belegt sind. Unter den Kleinsäugern ist die Ordnung Rodentia dominant. In den Faunen von Edelbeuren-Maurerkopf und Wannenwaldtobel 2 stellt sie 63 % bzw. 74 % der Kleinsäuger. Bei den Nagetieren machen allein die Cricetiden mit jeweils fünf Arten rund 50 % bzw. 40 % der gesamten Kleinsäugerfaunen aus. Eine Art, *Megacricetodon minor*, ist so häufig, daß sie mit jeweils rund 60 % einen

Tab. 16. Zusammensetzung der Säugetierfaunen an den untersuchten OSM-Fundstellen. Die Fundstellen Tobel Oelhalde-Nord 1 und Wannenwaldtobel 2 liegen – lithostratigraphisch – innerhalb des Brockhorizont-Bereiches.

		Insectivora								Chi
OSM-Fundstellen:	Höhe der Fundschichten [m ü.NN.]	*Galerix* aff. *symeonidisi*	*Galerix* aff. *exilis*	*Mioechinus* sp. vel *Amphechinus* sp.	*Miosorex* sp.	Soricidae indet.	*Plesiodimylus* sp.	*Proscapanus* cf. *sansaniensis*	Talpidae indet.	*Myotis* sp.
Bonlanden*	570									
Wannenwaldtobel 2*	610		X	X		X		X	X	X
T. Oelhalde-Nord 1	605									
T. Oelhalde-Süd	596									
Edelb.-Schlachtberg	583									
Edelb.-Maurerkopf*	561	X		X	X	X	X		X	

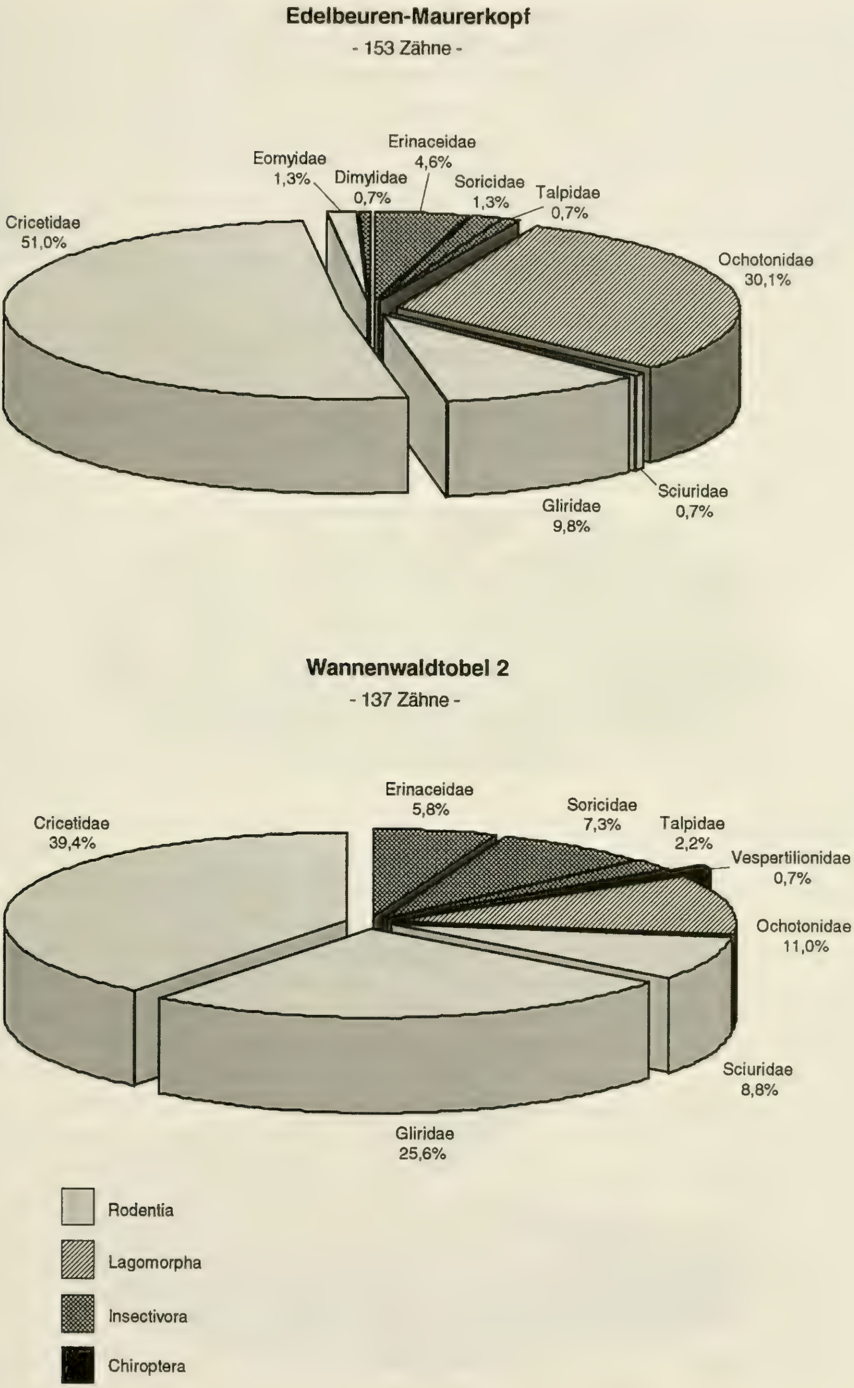
		Rodentia																
OSM-Fundstellen:	Höhe der Fundschichten [m ü.NN.]	*Heteroxerus* aff. *rubricati*	*Miopetaurista* sp.	Sciuridae indet.	*Steneofiber* sp.	*Keramidomys carpathicus* vel *thaleri*	*Microdyr. praemurinus* vel *miocaenicus*	*Microdyromys* cf. *miocaenicus*	*Paraglirulus werenfelsi*	*Miodyromys aegercii* [1]	*Megacricetodon minor*	*Megacricetodon lappi*	*Democricetodon gracilis*	*Democricetodon mutilus*	*Eumyarion* cf. *medius*	*Eumyarion* sp.	*Cricetodon* aff. *meini*	*Cricetodon* cf. *sansaniensis*
Bonlanden*	570									?								X
Wannenwaldtobel 2*	610	X	X	X			X			X	X		X	X		X	X	
T. Oelhalde-Nord 1	605																	
T. Oelhalde-Süd	596																	
Edelb.-Schlachtberg	583			X	X													
Edelb.-Maurerkopf*	561			X		X		X	X	X	X	X		X	X		X	

		Lagom		Carnivora						Penssod		
OSM-Fundstellen:	Höhe der Fundschichten [m ü.NN.]	*Prolagus oeningensis*	Ochotonidae indet.	*Trocharion albanense*	*Proputorius* aff. *sansaniensis*	*Semigenetta sansaniensis*	Mustelidae indet. vel Viverridae indet.	*Prosans* . sp. vel *Sansanosmilus* sp.	Carnivora indet.	Chalicotheriidae indet.	*Brachypotherium brachypus*	Rhinocerotidae indet.
Bonlanden*	570		X									
Wannenwaldtobel 2*	610	X										
T. Oelhalde-Nord 1	605										X	
T. Oelhalde-Süd	596							X				X
Edelb.-Schlachtberg	583		X				X		X			?
Edelb.-Maurerkopf*	561	X		X	X	X	X		X	X		X

		Artiodactyla												Probos	
OSM-Fundstellen:	Höhe der Fundschichten [m ü.NN.]	*Hyotherium* cf. *soemmeringi*	Suidae indet.	*Cainotherium* cf. *huerzeleri*	cf. *Micromeryx flourensianus*	cf. *Procervulus dichotomus*	*Heteroprox larteti* [2]	*Dicrocerus elegans*	Cervidae indet.	*Palaeomeryx* sp.	*Dorcatherium guntianum*	*Dorcatherium* cf. *crassum*	*Miotragocerus* sp.	*Gomphotherium angustidens* [3]	Proboscidea indet.
Bonlanden*	570				X			X	X			X			
Wannenwaldtobel 2*	610						X				X				X
T. Oelhalde-Nord 1	605														
T. Oelhalde-Süd	596		X						X	?	X		X		X
Edelb.-Schlachtberg	583	X					?	X	X	X	X				
Edelb.-Maurerkopf*	561		X	X		X					X			X	

Legende:
x sicherer Nachweis
? fraglicher Nachweis
*) Bearbeitung von Schlämmproben (Kleinsäuger)

[1] Bonlanden: relativ große *Miodyromys* - Form
[2] Edelbeuren-Schlachtberg: *Heteroprox / Euprox* sp.
[3] Edelbeuren-Maurerkopf: Fundstelle unsicher ("bei Edelbeuren")



Edelbeuren-Maurerkopf
- 153 Zähne -

Wannenwaldtobel 2
- 137 Zähne -

Abb. 40. Zusammensetzung der Kleinsäuger-Faunen an den beiden Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf und Wannenwaldtobel 2.

beherrschenden Anteil innerhalb der Familie Cricetidae bildet. Gliriden kommen mit drei Arten am Maurerkopf und zwei Arten am Wannenwaldtobel 2 vor, wenngleich sie mengenmäßig nur an letztgenannter Fundstelle gut vertreten sind. Die Seltenheit von Sciuriden-Resten am Maurerkopf dürfte ökologische Gründe haben; vielleicht spielt auch die relativ geringe Menge des geschlämmten Materials eine Rolle. Häufigkeit und Diversität der Insectivoren und Lagomorphen liegen im – für OSM-Fundstellen – üblichen Bereich. Die Ordnung Chiroptera ist bis jetzt nur durch ein einzelnes Fundstück vom Wannenwaldtobel 2 nachgewiesen. Unter den Großsäugern dominieren die Artiodactylen mit 10 Taxa. Der weitaus größte Teil der

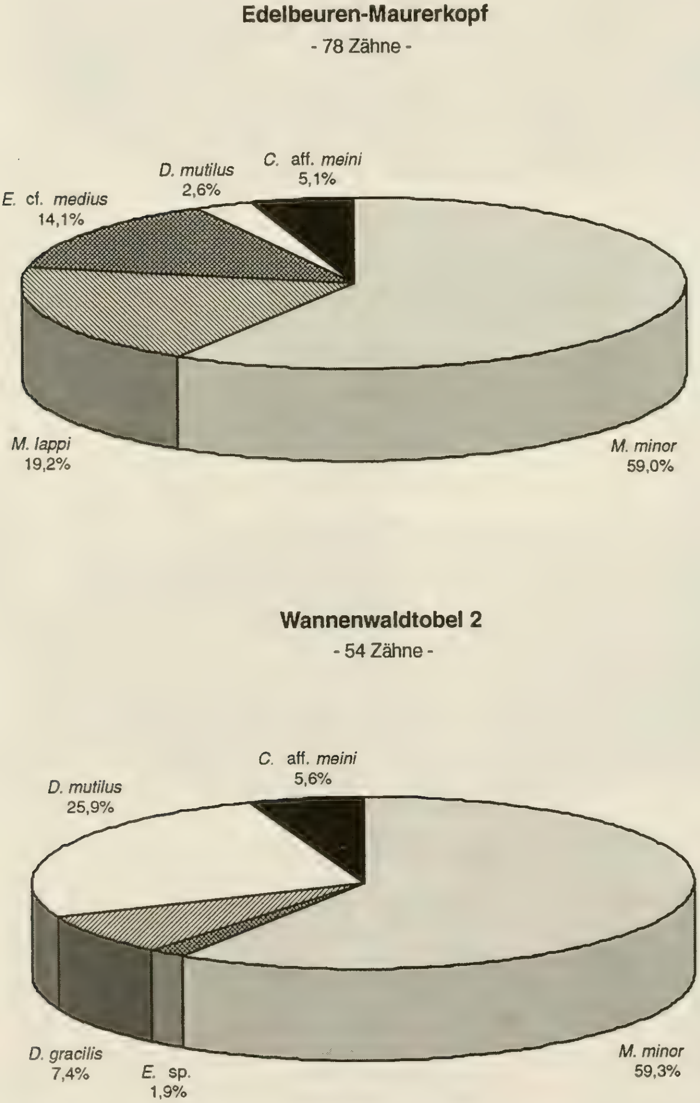


Abb. 41. Zusammensetzung der Cricetiden-Faunen an den beiden Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf und Wannenwaldtobel 2. Abkürzungen: *M.* = *Megacricetodon*, *E.* = *Eumyarion*, *D.* = *Democricetodon*, *C.* = *Cricetodon*.

Großsäugerreste stammt von Wassermoschustieren der Gattung *Dorcatherium*. Insbesondere an den Fundstellen Wannenwaldtobel 2, Edelbeuren-Maurerkopf und -Schlachtberg ist *Dorcatherium* sehr zahlreich belegt. Neben Wassermoschustieren kommen nur Hirschartige relativ häufig vor; alle übrigen Großsäuger sind seltene Faunenbestandteile.

Die Klein- und Großsäugertaxa der wichtigsten Fundpunkte sind in Tab. 16 nochmals zusammenfassend aufgeführt; hierin wurde die Abfolge der Fundstellen aufgrund der Höhenlagen der Fundschichten in Verbindung mit den biostratigraphischen Ergebnissen gewählt. Für die beiden Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf und Wannenwaldtobel 2 gibt Abb. 40 einen Überblick über die Fundhäufigkeit der Zähne der verschiedenen Kleinsäuger-Familien. Die in Kieferresten enthaltenen Zähne wurden dabei einzeln gezählt. Abb. 41 zeigt schließlich die Verteilungen innerhalb der Familie Cricetidae. Es wird darauf hingewiesen, daß die auf Einzelzähnen basierenden Prozentverteilungen die ehemalige Individuenhäufigkeit nur bedingt wiederspiegeln. Die über minimale Individuenzahlen (Kap. 9.2. und 9.3.) ermittelten prozentualen Anteile für die Kleinsäugerfaunen Edelbeuren-Maurerkopf und Wannenwaldtobel 2 (Abb. 40 und 41) dürfen somit nur mit gewissem Vorbehalt verglichen werden.

7.3. Versuch einer Rekonstruktion der ehemaligen Biotope

Aussagen über die ökologischen Ansprüche der an Molassefundstellen nachgewiesenen Faunen- und Florenelemente sind im allgemeinen problematisch und stellen häufig nur vage Vermutungen dar. Reste von Pflanzen und Tieren verschiedener Biotope wurden gemeinsam ins Sediment eingebettet – es handelt sich um Grabgemeinschaften (Taphozönosen). Dabei ist der Einbettungsort der Fossilreste in den meisten Fällen nicht mit dem ehemaligen Lebensbereich oder Todesort der Organismen identisch. Die Faunen und Floren der bearbeiteten Fundstellen repräsentieren eine Assoziation von autochthonen, parautochthonen und allochthonen Elementen. Anhand der Fossilreste läßt sich also nicht ausschließlich das Biotop an einer Fundstelle, sondern die verschiedenen Biotope in der unmittelbaren und weiteren Umgebung der Fundstelle rekonstruieren (vgl. ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986: 52). Ein Teil der Überreste kleinerer Wirbeltiere, vor allem Zähne und Knochen von Kleinsäugern, dürfte aus fluviatil zusammengeschwemmten Gewöllen von Raubvögeln stammen; so werden Kleinsäuger-Taphozönosen gewöhnlich gedeutet. Es muß damit gerechnet werden, daß die Raubvögel einerseits Beutetiere aus verschiedenen ökologischen Bereichen ihres Einzugsgebietes zusammengetragen und andererseits eine Beuteselektion vorgenommen haben.

Die an den Fundstellen überlieferten Faunen und Floren beinhalten sowohl aquatische und semiaquatische als auch terrestrische Elemente, deren Reste in ehemalige Gewässer eingeschwemmt und dort akkumuliert wurden. Zusammengefaßt lassen sich die nachgewiesenen Organismen grob den folgenden Lebensbereichen zuweisen:

Flußläufe und Stillgewässer

In Flußläufen, Altarmen, kleineren Seen und Tümpeln existierten Armleuchteralgen (Characeen), Wasserschnecken (*Bithynia*, *Coretus*, *Lymnaea*, *Galba*), Süßwassermuscheln (*Margaritifera*, *Sphaerium*), Ostrakoden (u. a. *Pseudocandona*), Süßwasserkrebse (*Potamon*) und Fische (*Channa*, *Palaeocarassius*, *Gobius*, *Palaeoleuciscus*).

Amphibien wie Frösche (Discoglossidae, cf. *Latonia*) und Olme (*Mioproteus*) waren in unterschiedlichem Maße ans Wasser gebunden. Aber auch für Reptilien wie Weich- bzw. Sumpfschildkröten (*Trionyx*, *Ocadia*, *Ptychogaster*) und Krokodile (*Diplocynodon*) bildeten die Gewässer, insbesondere die ruhigeren Uferzonen, geeignete Lebensräume.

Unter den vorgefundenen Säugetieren sind vor allem die Biber (*Steneofiber*) in ihrer Lebensweise eng an gewässerreiche Biotope angepaßt.

Uferbereiche, Galerie- und Auenwälder

Am Übergang vom Wasser zum Land kamen Riedgräser (Cyperaceae) und wahrscheinlich Schilf (cf. *Phragmites*) als typische Uferpflanzen vor. Landwärts – noch in unmittelbarer Umgebung der Flüsse und Seen – schlossen sich feuchte, gebiets- und zeitweise überschwemmte Auenwälder an, in denen neben Weiden (*Salix*), Ahornartigen (*Acer*), Ulmen (*Ulmus*), Pappeln (cf. *Populus*), Tupelobäumen (*Nyssa*) sowie Flügelnußbäumen (*Pterocarya*) vor allem auch Zimtbaumgewächse (*Daphnogene*) geeignete Standortbedingungen vorfanden (vgl. Eberhard 1989, Hantke 1992).

In der feuchten Umgebung der Gewässer bestanden offenbar günstige Lebensbedingungen für Landschnecken (*Tropidomphalus*, *Cepaea*, *Klikia*, *Tudorella*), darunter auch Nacktschnecken (*Limax*). Gehäuse dieser Gastropoden bzw. die in Nacktschnecken enthaltenen Kalkkörper wurden häufig aus den Auenwäldern ins Wasser gespült.

Unter den Reptilien sprechen Chamäleons für ein bewaldetes Habitat, da die rezenten Vertreter meist baumbewohnend sind. Ob sich das nachgewiesene Chamäleon (*Chamaeleo*) im Auenwald, im Trockenwald oder in beiden Biotopen aufgehalten hat, kann nicht ohne weiteres entschieden werden. Über die ökologisch-klimatologischen Ansprüche von *Chamaeleo* berichtet Schleich (1983, 1984).

Vielen Säugetieren boten die dichten Galerie- und Auenwälder um die Gewässer Schutz und Nahrung. Hier lebten Kleinsäuger wie Haarigel (*Galerix*; vgl. Engesser et al. 1981, Ziegler 1998), Spitzmäuse (Soricidae), Fledermäuse (Vespertilionidae), manche Schläfer (*Microdyromys*, *Paraglirulus*; vgl. Mayr 1979) und Hamsterartige (*Eumyarion*; vgl. Bolliger 1994) sowie Pfeifhasen (*Prolagus*), deren häufiges Vorkommen in fluviatilen und limnischen Sedimenten des Mittelmiozäns zur Annahme einer wassernahen Lebensweise für diese Tiere geführt hat (Heizmann 1992). Flughörnchen (*Miopetaurista*) sind zwar als ausschließlich baumbewohnende Formen aussagekräftige ökologische Indikatoren, jedoch ist eine Zuweisung zu einem bestimmten Waldbiotop nicht möglich. Unter den Großsäugern sind Vertreter der Suidengattung *Hyotherium* (vgl. Hellmund 1991, Thenius 1956) und Wassermoschustiere (*Dorcatherium*) als typische Bewohner feuchter Auenwälder anzusehen. Der Lebensraum von *Dorcatherium* lag wohl in unmittelbarer Wassernähe, wenn man von einer semiaquatischen Lebensweise wie bei den – anatomisch sehr ähnlichen – rezenten Wassermoschustieren (*Hyemoschus*) ausgeht (vgl. Bürgisser et al. 1983, Scholz 1986). Möglicherweise nutzten kleinere Raubtiere wie Schleichkatzen (*Semigenetta*) und Marderartige (*Trocharion*, *Proputorius*) die unterholzreichen Feuchtwälder als Nahrungsquelle, jedoch ist auch ein offener Trockenwald als Lebensraum für diese Tiere nicht auszuschließen.

Trockenwälder und trockene Areale mit offener Vegetation

Zur Pflanzengemeinschaft der Trockenwälder, die wohl auf leicht erhobenen Höhenrücken im Hinterland der Hauptabflußrinnen (Vorfluter) vorhanden waren, gehörten Eichen (*Quercus*), Zelkoven (cf. *Zelkova*), Eisenholzbäume (*Parrotia*), Kreuzdorngewächse (*Berchemia*) und Zürgelbäume (*Celtis*); letztere sind Indikatoren für ein ausgeglichen feuchtwarmes bis gemäßigt warmes Klima und kommen heute vorwiegend in Südostasien vor (vgl. BOWDEN 1981).

Die Tierwelt der Trockenwaldzone wich stark von der Fauna in der unmittelbaren Umgebung der Gewässer ab. Hier lebten Giftschlangen (*Vipera*), Panzerschleichen (*Ophisaurus*), Eidechsen (Lacertilia) sowie Land- und Riesenschildkröten (*Testudo*, *Geochelone*). Weitere Vertreter niederer Wirbeltiere waren Vögel (Aves), deren Reste wegen unzureichender Erhaltung nicht näher bestimmt werden konnten.

Unter den Kleinsäugern gelten echte Igel (*Mioechinus* vel *Amphechinus*), bodenbewohnende Hörnchen (*Heteroxerus*) sowie bestimmte Schläfer (*Miodyromys*) und Hamsterartige (*Megacricetodon*, *Cricetodon*) als eher xerophil. Für diese Tiere können relativ trockene Lebensräume mit offener Vegetation angenommen werden (vgl. BOLLIGER 1994, ENGESSER et al. 1981, JUNG & MAYR 1980). Entsprechendes gilt wohl auch für die an eine unterirdische Lebensweise angepaßten Maulwürfe (*Proscapanus*). Inwieweit die nachgewiesenen Eomyiden (*Keramidomys*) – kleinwüchsige, ausgestorbene Nagetiere – eine offene oder dichte Vegetation bevorzugten, ist schwer zu beurteilen (vgl. ENGESSER 1990). Bei den Großsäugern waren neben kurzbeinigen, hornlosen Nashörnern (*Brachypotherium*), klauenbewehrten Huftieren (Chalicotheriidae) und Mastodonten (*Gomphotherium*) vermutlich auch Zwerghirsche (cf. *Micromeryx*), Gabelhirsche (cf. *Procervulus*, *Heteroprox*, *Dicrocerus*), Antilopen (*Miotragocerus*) und primitive Giraffenverwandte (*Palaeomeryx*) an trockene Hochwälder mit offenen Biotopen angepaßt (vgl. dazu HEISSIG 1984, HEIZMANN 1992, HEIZMANN & REIFF 1998). Aber auch größere Raubtiere wie Säbelzahnkatzen (*Prosansanosmilus* vel *Sansanosmilus*), aktive Jäger, zu deren Beute wahrscheinlich Gabelhirsche gehörten (HEIZMANN et al. 1996), dürften vorwiegend in diesem Lebensraum existiert haben.

7.4. Landschaftstyp und klimatische Aussagen

Floren, Faunen und Sedimente zeugen von einer weitgespannten Flußlandschaft mit unterschiedlichen Lebensbereichen. In der unmittelbaren Umgebung der Flußläufe und Stillgewässer müssen ausgedehnte, feuchte Auenwälder oder auch schmale Galeriewälder mit reichem Unterholz bestanden haben, welche von einer vielfältigen Tierwelt belebt waren. Mit entsprechend angepaßten Pflanzen und Tieren gliederten sich hiervon trockenere Areale (Trockenwald, trockene Freiflächen) ab, die wohl außerhalb der Flußniederungen oder auf leicht erhobenen Höhenrücken innerhalb der Niederungen vorkamen. Zu ähnlichen Ergebnissen kommen auch andere Autoren bei der Auswertung verschiedener OSM-Fundstellen (z.B. BOLLIGER 1992, DEHM 1957, FAHLBUSCH 1974, HANTKE 1992, JUNG & MAYR 1980, SCHOLZ 1986).

Für die älteren OSM-Anteile gibt HANTKE (1984: 51) durchschnittliche Jahrestemperaturen von 16,5–17,0°C und jährliche Niederschlagsmengen zwischen 1300 und 1500 mm an, was er aus den Floren der Fundstellen Hüllistein (SW' von Rüti, Kt. Zürich), Öhningen und Schrotzburg (beide im Lkr. Konstanz) schließt. EBERHARD (1989: 477) spricht von einem feucht-temperierten Klima vom Typ Cfa (Virginia-Klima). Für das Gebiet der Adelegg (Allgäu) nimmt EBERHARD mittlere Jahrestemperaturen von 15–16°C und jährliche Niederschläge von 1300–1500 mm in den Auenwäldern („mixed mesophytic forest") während der Ablagerung der älteren OSM an. Entsprechende klimatische Verhältnisse dürften auch an den etwa 40 km NNW' der Adelegg liegenden Fundstellen des Biberacher Raumes geherrscht haben. Daß das Klima an diesen Fundorten damals erheblich wärmer als heute gewesen sein muß, belegt nicht nur die Vegetation (u.a. *Daphnogene*, *Celtis*), sondern auch die Zusammensetzung der Säugerfaunen (u.a. Rüsseltiere, Nashörner, Schleichkatzen) sowie das Vorkommen der kälteempfindlichen Krokodile (*Diplocynodon*), Riesenschildkröten (*Geochelone*) und Chamäleons (*Chamaeleo*).

8. Schriftenverzeichnis

BAUDELOT, S. (1972): Études des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). – Thèse Université Toulouse, **496**, 364 + XVI S., 90 Abb., 32 Tab., 16 Taf.; Toulouse.

BERGER, F.-E. (1959): Untersuchungen an Schädel- und Gebißresten von Cainotheriidae, besonders aus den oberoligocaenen Spaltenfüllungen von Gaimersheim bei Ingolstadt. – Palaeontographica, A, **112/1–4**: 1–58, 5 Tab., 6 Diagr., 5 Taf.; Stuttgart.

BOLLIGER, T. (1992): Kleinsäugerstratigraphie in der miozänen Hörnlischüttung (Ostschweiz). – Documenta naturae, **75**, 296 S., 106 Abb., 23 Tab.; München.

– (1994): Die Obere Süßwassermolasse in Bayern und der Ostschweiz: bio- und lithostratigraphische Korrelationen. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **34**: 109–144, 11 Abb., 6 Tab.; München.

BOON, E. (1991): Die Cricetiden und Sciuriden der Oberen Süßwasser-Molasse von Bayerisch-Schwaben und ihre stratigraphische Bedeutung. – Diss. Univ. München (Fotodruck), 143 S., 33 Abb., 18 Tab., 7 Taf.; München.

BOWDEN, B. N. (1981): Zürgelbäume (Gattung *Celtis*). – *In*: HORA, B. (Hrsg.): Bäume der Welt, Oxford-Enzyklopädie: 154; Stuttgart (DRW).

BRUIJN, H. DE & SARAC, G. (1991): Early Miocene rodent faunas from the eastern Mediterranean area. Part I. The genus *Eumyarion*. – Proc. kon. Ned. Akad. Wetensch., Ser. B, **94/1**: 1–36, 4 Abb., 19 Taf.; Amsterdam.

BRUIJN, H. DE, DAAMS, R., DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P. & MORALES, J. with the contribution of HEIZMANN, E., MAYHEW, D. F., MEULEN, A. J. VAN DER, SCHMIDT-KITTLER, N. & TELLES ANTUNES, M. (1992): Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisensburg 1990. – Newsl. Stratigr., **26/2–3**: 65–118, 12 Tab., 3 App.; Berlin & Stuttgart.

BUCHNER, E., SEYFRIED, H. & HISCHE, R. (1996): Die Graupensandrinne der süddeutschen Brackwassermolasse: ein Incised Valley-Fill infolge des Ries-Impaktes. – Z. dt. geol. Ges., **147/2**: 169–181, 10 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

BUCHNER, E., SCHWEIGERT, G. & SEYFRIED, H. (1998): Revision der Stratigraphie der süddeutschen Brackwassermolasse. – Z. dt. geol. Ges., **149/2**: 305–320, 8 Abb.; Stuttgart.

BÜRGISSER, H. M., FURRER, H. & HÜNERMANN, K. A. (1983): Stratigraphie und Säugetierfaunen der mittelmiozänen Fossilfundstellen Hüllistein und Martinsbrünneli (Obere Süßwassermolasse, Nordostschweiz). – Eclogae geol. Helv. **76/3**: 733–762, 14 Abb., 4 Tab., 1 Taf.; Basel.

CICHA, I., FAHLBUSCH, V. & FEJFAR, O. (1972): Die biostratigraphische Korrelation einiger jungtertiärer Wirbeltierfaunen Mitteleuropas. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **140**: 129–145, 2 Tab.; Stuttgart.

CRUSAFONT, M., VILLALTA, J. F. DE & TRUYOLS, Y. J. (1955): El Burdigaliense Continental de la Cuenca de Vallés-Penedés. – Diputación Provinc. Barcelona, Mem. y Comunic. Inst. geolog., **12**, 272 S., 11 Taf.; Barcelona.

CUENCA BESCÓS, G. (1986): *Heteroxerus ignis* n. sp. (Sciuridae, Rodentia, Mammalia) from the lower Miocene of Spain. – Casopis pro miner. a geol., **31/2**: 131–142, 6 Abb., 1 Taf.; Zaragoza.

– (1988): Revisión de los Sciuridae del Aragoniense y del Rambliense en la fosa de Calatayud-Montalbán. – Scripta Geologica, **87**, 116 S., 69 Abb., 7 Taf.; Leiden.

DEHM, R. (1950): Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. – N. Jb. Min., Geol., Paläont., Abh., B, **91**: 321–428, 136 Abb., 6 Tab.; Stuttgart.

– (1951): Zur Gliederung der jungtertiären Molasse in Süddeutschland nach Säugetieren. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1951**: 140–152, 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

– (1952): Über den Fossilinhalt von Aufarbeitungslagen im tieferen Ober-Miocän Südbayerns. – Geologica Bavarica, **14**: 86–90; München.

– (1955): Die Säugetierfaunen in der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung. – *In*: Bayerisches Geologisches Landesamt (Hrsg.): Erläuterungen zur Geologischen Übersichtkarte der Süddeutschen Molasse 1:300.000: 81–88; München.

– (1957): Fossilführung und Altersbestimmung der Oberen Süßwasser-Molasse auf Blatt Augsburg 1:50.000. – *In*: Bayerisches Geologisches Landesamt (Hrsg.): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Augsburg und Umgebung 1:50.000: 34–39; München.

DOPPLER, G. (1989): Zur Stratigraphie der nördlichen Vorlandmolasse in Bayerisch-Schwaben. – Geologica Bavarica, **94**: 83–133, 25 Abb., 4 Tab.; München.

DOPPLER, G. & SCHWERD, K. (1996): Faltenmolasse, Aufgerichtete Molasse und westliche Vorlandmolasse (Kap. 4.3). – *In*: Bayerisches Geologisches Landesamt (Hrsg.): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:500.000, 4. Aufl.: 150–168, 6 Abb.; München.

EBERHARD, M. (1989): Klimaänderungen vom Mittel- bis Obermiozän aufgrund makroskopischer Pflanzenreste in Altwasser-Ablagerungen der Adelegg (Allgäu). – Geologica Bavarica, **94**: 459–484, 5 Abb., 4 Mod., 8 Tab.; München.

ENGEL, TH. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. – 3. Aufl., 645 S., 265 Abb., 6 Taf., 5 Profile, 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart).

ENGESSER, B. (1972): Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). Tätigkeitsber. naturforsch. Ges. Baselland, **28**: 35–363, 134 Abb., 6 Tab., 38 Diagr., 6 Taf.; Liestal.

– (1975): Revision der europäischen Heterosoricinae (Insectivora, Mammalia). – Eclogae geol. Helv., **68/3**: 649–671, 5 Abb., 5 Taf.; Basel.

– (1980): Insectivora und Chiroptera (Mammalia) aus dem Neogen der Türkei. – Schweizer paläont. Abh., **102**: 45–149, 76 Abb., 8 Tab.; Basel.

– (1990): Die Eomyidae (Rodentia, Mammalia) der Molasse der Schweiz und Savoyens – Systematik und Biostratigraphie. – Schweiz. paläont. Abh., **112**, 144 S., 115 Abb., 1 Taf.; Basel.

ENGESSER, B., MATTER, A. & WEIDMANN, M. (1981): Stratigraphie und Säugetierfaunen des mittleren Miozäns von Vermes (Kt. Jura). – Eclogae geol. Helv., **74/3**: 893–952, 29 Abb., 1 Tab.; Basel.

FAHLBUSCH, V. (1964): Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., N.F., **118**, 136 S., 67 Abb., 7 Taf.; München.

– (1966): Cricetidae (Rodentia, Mammalia) aus der mittelmiozänen Spaltenfüllung Erkertshofen bei Eichstätt. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **6**: 109–131, 6 Abb., 1 Taf.; München.

– (1974): Aus Bayerns Tierwelt vor 15 Millionen Jahren. Ausgrabungen fossiler Säugetiere im Alpenvorland. – Der Aufschluß, **25/9**: 458–464, 5 Abb.; Heidelberg.

– (1975): Die Eomyiden (Rodentia, Mammalia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **15**: 63–90, 11 Abb., 1 Tab.; München.

– (1976): Report on the International Symposium on Mammalian Stratigraphy of the European Tertiary. – Newsl. Stratigr., **5/2–3**: 160–167, 1 Tab.; Berlin & Stuttgart.

– (1981): Miozän und Pliozän – Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 121–127, 1 Tab.; München.

– (1985): Säugetierreste (*Dorcatherium*, *Steneofiber*) aus der miozänen Braunkohle von Wackersdorf/Oberpfalz. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **25**: 81–94, 2 Abb., 2 Taf.; München.

– (1991): The Meaning of MN-Zonation: Considerations for a Subdivision of the European Continental Tertiary Using Mammals. – Newsl. Stratigr., **24**/3: 159–173; Berlin & Stuttgart.

Fahlbusch, V., Gall, H. & Schmidt-Kittler, N. (1972): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 2. Sediment und Fossilinhalt – Probleme der Genese und Ökologie. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1972**: 331–343, 1 Abb.; Stuttgart.

Fahlbusch, V., Gall, H. & Schmidt-Kittler, N. (1974): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 10. Die Grabungen 1970–73, Beiträge zur Sedimentologie und Fauna. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **14**: 103–128, 4 Abb.; München.

Fahlbusch, V. & Mayr, H. (1975): Microtoide Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. – Paläont. Z., **49**/1–2: 78–93, 13 Abb.; Stuttgart.

Fahlbusch, V. & Wu, W., (1981): Puttenhausen: Eine neue Kleinsäuger-Fauna aus der Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 115–119; München.

Fejfar, O. (1974): Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) des Miozäns der Tschechoslowakei. – Palaeontographica, A, **146**: 100–180, 35 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

Freudenthal, M. (1963): Entwicklungsstufen der miozänen Cricetodontinae (Mammalia, Rodentia) Mittelspaniens und ihre stratigraphische Bedeutung. Diss. Univ. Utrecht, 107 S:, 38 Abb., 1 Taf.; Wageningen.

– (1965): Betrachtungen über die Gattung *Cricetodon*. – Proc. kon. Nederl. Akad. Wet., B, **68**/5: 293–305, 3 Abb.; Amsterdam.

– (1966): On the Mammalian Fauna of the Hipparion-Beds in the Calatayud-Teruel Basin (Prov. Zaragoza, Spain). Ia. Part I: The genera *Cricetodon* and *Ruscinomys* (Rodentia). – Proc. kon. Nederl. Akad. Wet., B, **69**/2: 296–310, 3 Abb., 2 Taf.; Amsterdam.

Gall, H. & Müller, D. (1975): Reutersche Blöcke – außeralpine Fremdgesteine unterschiedlicher Herkunft in jungtertiären und quartären Sedimenten Südbayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **15**: 207–228; München.

Geyer, O. F. & Gwinner, M. P. (1986): Geologie von Baden-Württemberg. 472 S., 254 Abb., 26 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart).

Ginsburg, L. (1961): La faune des carnivores miocènes de Sansan (Gers). – Mém. Mus. natl. Hist. natur. Paris, N.S., C, **9**, 187 S., 72 Abb., 20 Taf.; Paris.

– (1968): Une faune de mammifères dans l'Helvétien marin de Sos (Lot-et-Garonne) et de Rimbez (Landes). – Bull. Soc. géol. France, 7. sér., **9**: 5–18, 8 Abb., 1 Taf.; Paris.

– (1985): Systématique et évolution du genre miocène *Palaeomeryx* (Artiodactyla, Giraffoidea) en Europe. – C.R. Acad. Sci., II, **301**/14: 1075–1078, 2 Abb.; Paris.

Ginsburg, L. & Crouzel, F. (1976): Contribution à la connaissance d'*Heteroprox larteti* (Filhol). Cervidé du Miocène européen. – Bull. Mus. nat. d'Hist. natur., 3. sér., Sci. Ter., **58**: 345–357, 10 Abb.; Paris.

Ginsburg, L. & Heintz, E. (1966): Sur les affinités du genre *Palaeomeryx* (Ruminant du Miocène européen). – C.R. hebd. Acad. Sci., D, **262**: 979–982, 1 Abb.; Paris.

Gregor, H.-J. (1982): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands – Paläokarpologie, Phytostratigraphie, Paläoökologie, Paläoklimatologie. 278 S., 34 Abb., 16 Taf., Anhang; Stuttgart (Enke).

– (1984): Die jungtertiäre Florenabfolge der westlichen Vorland-Molasse (Günzburg-Biberach a. d. Riß) und die paläofloristische Bestätigung der Dehmschen Serien. – *In*: August-Wetzler-Gedenkband – Molasseforschung '84. – Heimatliche Schriftenreihe für den Landkreis Günzburg, Bd. 2: 79–86, 1 Abb., 4 Tab.; Günzburg (Histor. Ver. Günzburg).

Guérin, C. (1989): Biozones or Mammal Units? Methods and limits in Biochronology. – *In*: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. & Mein, P. (Ed.): European Neogene Mammal Chronology. NATO ASI, A (Life Sci.), **180**: 119–130, 2 Abb.; New York & London (Plenum Press).

Hantke, R. (1984): Floreninhalt, biostratigraphische Gliederung und Paläoklima der mittelmiozänen Oberen Süßwassermolasse (OSM) der Schweiz und ihrer nördlichen Nachbargebiete. – *In*: August-Wetzler-Gedenkband – Molasseforschung '84. – Heimatliche Schriftenreihe für den Landkreis Günzburg, Bd. 2: 47–53, 2 Tab.; Günzburg (Histor. Ver. Günzburg).

– (1992): Landschaftsgeschichte. Erd-, Klima- und Vegetationsgeschichte der Schweiz und ihrer Nachbargebiete in den letzten 30 Millionen Jahren. 312 S., 119 Abb.; Landsberg (Ecomed).

Hedberg, H. D. (1976): International Stratigraphic Guide. A Guide to Stratigraphic Classification, Terminology and Procedure. XVII + 200 S., 14 Abb.; New York (Wiley).

Heider, J., Wegele, A. & Amstutz, G. C. (1976): Beobachtungen über Sandrosen und Zapfensande aus der Süßwassermolasse Südwürttembergs. – Der Aufschluß, **27/9**: 297–307, 8 Abb.; Heidelberg.

Heissig, K. (1984): Nashornverwandte (Rhinocerotidae) aus der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für deren Lokalstratigraphie. – *In*: August-Wetzler-Gedenkband – Molasseforschung '84. – Heimatliche Schriftenreihe für den Landkreis Günzburg, Bd. 2: 62–74 + 126–131, 3 Abb., 3 Taf.; Günzburg (Histor. Ver. Günzburg).

– (1986): No effect of the Ries impact event on the local mammal fauna. – Modern Geol., **10**: 171–179, 3 Abb.; London.

– (1989): Neue Ergebnisse zur Stratigraphie der mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. – Geologica Bavarica, **94**: 239–257, 5 Abb.; München. – [1989a]

– (1989): The faunal succession of the Bavarian Molasse reconsidered – correlation of MN 5 and MN 6 faunas. – *In*: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. & Mein, P. (Ed.): European Neogene Mammal Chronology. NATO ASI, A (Life Sci.), **180**: 181–192, 7 Abb.; New York & London (Plenum Press). – [1989b]

– (1995): Die Entwicklung der großen *Democricetodon*-Arten und die Gattung *Collimys* (Cricetidae, Mamm.) im späten Mittelmiozän. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **35**: 87–108, 5 Abb., 7 Tab., 1 Taf.; München.

– (1997): Eine Lokalzonierung der Oberen Süßwassermolasse Bayerns und ihre biostratigraphische Korrelation. – Treffen der Molasse-Geologen 1997: 8–9, 1 Tab.; Laimering (Kurzfassung der Vorträge).

Heizmann, E. P. J. (1973): Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. B. Ursidae, Felidae, Viverridae sowie Ergänzungen und Nachträge zu den Mustelidae. – Palaeontographica Suppl., **8**, Teil 5, B, 95 S., 34 Abb., Taf.; Stuttgart.

– (1983): Die Gattung *Cainotherium* (Cainotheriidae) im Orleanium und im Astaracium Süddeutschlands. – Eclogae geol. Helv., **76**/3: 781–825, 17 Abb.; Basel.

– (1992): Das Tertiär in Südwestdeutschland. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **33**, 61 S., 66 Abb.; Stuttgart.

– (1999): Der Bühl bei Georgensgmünd – eine außergewöhnliche Fossilfundstelle aus der Frühzeit der Paläontologie. – *In*: Heimatbuch der Gemeinde Georgensgmünd. – [Im Druck]

Heizmann, E. P. J., Duranthon, F. & Tassy, P. (1996): Miozäne Großsäugetiere. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **39**, 60 S., 64 Abb.; Stuttgart.

Heizmann, E. P. J. & Fahlbusch, V. (1983): Die mittelmiozäne Wirbeltierfauna vom Steinberg (Nördlinger Ries). Eine Übersicht. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **23**: 83–93, 1 Taf.; München.

Heizmann, E. P. J., Ginsburg, L. & Bulot, C. (1980): *Prosansanosmilus peregrinus*, ein neuer machairodontider Felide aus dem Miocän Deutschlands und Frankreichs. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **58**, 27 S., 7 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.

Heizmann, E. P. J. & Reiff, W. (1998): Aus der Katastrophe geboren – das Steinheimer Becken. – *In*: Heizmann, E. P. J. (Hrsg.): Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen (2). Vom Schwarzwald zum Ries: 165–176, 18 Abb.; München (Pfeil).

Heizmann, E. P. J. & Sach, V. (1994): Die Sandgrube Edelbeuren, ein Dokument der Erd- und Lebensgeschichte. – *In*: Herold, M. (Hrsg.): Ochsenhausen, von der Benediktinerabtei zur oberschwäbischen Landstadt: 29–31 + 34–36, 5 Abb.; Weissenhorn (Konrad).

Helbing, H. (1936): Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. A. Mustelidae. – Palaeontographica, Suppl.-Bd. VIII, 56 S., 13 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.

Hellmund, M. (1991): Schweineartige (Suina, Artiodactyla, Mammalia) aus oligo-miozänen Fundstellen Deutschlands, der Schweiz und Frankreichs. I. *Hyotherium meissneri* (Suidae) aus dem Untermiozän von Ulm-Westtangente (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **176**, 69 S., 23 Abb., 12 Taf.; Stuttgart.

Hellrung, H. (1994): Handschriftliche Aufzeichnungen von Dr. h.c. Josef Probst (1823–1905) mit einem Verzeichnis seiner Veröffentlichungen. – BC – Heimatkundliche Blätter für den Kreis Biberach, **17** (Sonderheft Nr. 1): 35–48, 5 Abb.; Biberach.

HEROLD, R. (1969): Eine Malmkalk-Trümmermasse in der Oberen Süßwassermolasse Niederbayerns. – Geologica Bavarica, **61**: 413–427, 10 Abb.; München.

HOFMANN B. & HOFMANN F. (1992): An Impactite horizon in the Upper Freshwater Molasse in Eastern Switzerland: Distal Ries Ejecta? – Eclogae geol. Helv., **85/3**: 788–790; Basel (Abstract to Poster of Symposium on Swiss Molasse Basin).

HOFMANN, F. (1973): Horizonte fremdartiger Auswürflinge in der ostschweizerischen Oberen Süßwassermolasse und Versuch einer Deutung ihrer Entstehung als Impaktphänomen. – Eclogae geol. Helv., **66/1**: 83–100, 5 Abb., 3 Tab.; Basel.

– (1978): Spuren eines Meteoriteneinschlags in der Molasse der Ostschweiz und deren Beziehung zum Riesereignis. – Bull. Ver. schweiz. Petroleum-Geol. u. -Ing., **44/107**: 17–27, 5 Abb.; Basel.

HÜNERMANN, K. A. (1983): *Dorcatherium* (Mammalia, Artiodactyla, Tragulidae), das fossile Hirschferkel von Feuerthalen/Flurlingen (Kt. Zürich) bei Schaffhausen und seine Lagerstätte. – Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen, **32**: 1–20, 4 Abb.; Schaffhausen (Kühn & Co).

JUNG, W. & MAYR, H. (1980): Neuere Befunde zur Biostratigraphie der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands und ihre palökologische Deutung. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **20**: 159–173, 1 Abb., 1 Tab.; München.

KÄLIN, D. (1993): Stratigraphie und Säugetierfaunen der Oberen Süßwassermolasse der Nordwestschweiz. – Diss. ETH Zürich (Fotodruck), 238 S., 118 Abb., 46 Tab.; Zürich.

– (1997): Litho- und Biostratigraphie der mittel- bis obermiozänen Bois de Raube-Formation (Nordwestschweiz). – Eclogae geol. Helv., **90/1**: 97–114, 11 Abb., 7 Tab.; Basel.

KICK, H. (1970): Führer durch die geologisch-paläontologische Abteilung insbesondere durch die Probst'sche Tertiärsammlung, Bd. 1a. 69 S.; Biberach (Städtische Sammlungen Biberach a. d. Riß).

KIDERLEN, H. (1931): Beiträge zur Stratigraphie und Paläogeographie des süddeutschen Tertiärs. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., Beil.-Bd. (B), **66**: 215–384, 15 Abb., Taf. 20–21; Stuttgart.

KLÄHN, H. (1922): Die badischen Mastodonten und ihre süddeutschen Verwandten. – 134 S., 31 Abb., 1 Tab.; Berlin (Borntraeger).

KÖHLER, A. (1994): Allgemeiner Überblick über Markung und Stadt. – *In*: HEROLD, M. (Hrsg.): Ochsenhausen, von der Benediktinerabtei zur oberschwäbischen Landstadt: 9–28, 17 Abb.; Weissenhorn (Konrad).

KÖHLER, M. (1987): Boviden des türkischen Miozäns (Känozoikum und Braunkohlen der Türkei. 28). – Paleontologia i Evolució, **21**: 133–246, 121 Abb., 11 Taf.; Sabadell.

LARTET, E. (1837): Note sur les ossements fossiles des terrains tertiaires de Simorre, de Sansan, etc. dans le département du Gers, et sur la découverte récente d'une mâchoire de singe fossile. – C. R. hebd. Acad. Sci., **4**: 85–93; Paris.

– (1851): Notice sur la colline de Sansan. – Annuaire du Département du Gers, 47 S.; Auch (Portes).

LEMCKE, K. (1988): Geologie von Bayern I. Das bayerische Alpenvorland vor der Eiszeit. 175 S., 71 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

LEMCKE, K., ENGELHARDT, W. v. & FÜCHTBAUER, H. (1953): Geologische und sedimentpetrographische Untersuchungen im Westteil der ungefalteten Molasse des süddeutschen Alpenvorlandes. Unter paläontologischer Mitarbeit von H. FAHRION & E. W. STRAUB. – Beih. geol. Jb., **11**: VIII + 110 S. + A64, 9 Taf., 31 Abb., 72 Tab.; Hannover.

LICHTER, G. & LISKE, T. (1974): Heggbach, eine vergessene Fundstelle der Oberen Süßwassermolasse. – Der Aufschluß, **25/6**: 308–312, 6 Abb., 1 Tab.; Heidelberg.

LUTERBACHER, H., KOEHLER, J. & WINDER, H. (1992): The northern margin of the Molasse Basin in SW Germany. Symposium Swiss Molasse Basin, Abstracts. – Eclogae geol. Helv., **85**: 787–788, 1 Abb.; Basel.

MAYR, H. (1979): Gebißmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands. – Diss. Univ. München (Fotodruck), 380 S., 7 Tab., 43 Diagr., 18 Taf.; München.

MEIN, P. (1958): Les mammifères de la Faune sidérolithique de Vieux-Collonges. – Nouv. Arch. Mus. nat. Lyon, **5**, 122 S., 172 Abb.; Lyon.

– (1975): Résultats du groupe de travail des vertébrés: Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères. – *In*: SENES, J. (Hrsg.): Report on Activity of the R.C.M.N.S. Working Groups (1971–1975): 78–81, 1 Tab.; Bratislava.

– (1989): Updating of MN Zones. – *In*: LINDSAY, E. H., FAHLBUSCH, V. & MEIN, P. (Ed.): European Neogene Mammal Chronology. NATO ASI, A (Life Sci.), **180**: 73–90; 2 Tab.; New York & London (Plenum Press).

MEIN, P. & FREUDENTHAL, M. (1971): Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe. – Scripta Geol., **2**, 37 S., 1 Abb., 2 Taf.; Leiden. – [1971a]

– (1971): Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Néogène Moyen de Vieux-Collonges. Partie 1: Le Genre *Cricetodon* LARTET, 1851. – Scripta Geol., **5**, 38 S., 13 Abb., 6 Taf.; Leiden. – [1971b]

MEYER, H. V. (1834): Die fossilen Zähne und Knochen und ihre Ablagerung in der Gegend von Georgensgmünd in Bayern. – Museum senckenbergianum, **1**, Suppl. 4, 126 S., 14 Taf.; Frankfurt/Main.

MOTTL, M. (1961): Die Dorcatherien der Steiermark. – Mitt. Mus. Bergb. Geol. Techn., **22**: 21–71, 3 Tab., 9 Taf.; Graz.

MOYÀ-SOLÀ, S. (1983): Los Boselaphini (Bovidae, Mammalia) del Neogeno de la Peninsula iberica. – Publ. Geol., **18**, 236 S., 61 Abb., 25 Tab., 17 Taf.; Barcelona (Bellaterra).

PENCK, A. & BRÜCKNER, E. (1901): Die Alpen im Eiszeitalter, Bd. 1. 393 S.; Leipzig (Tauchnitz).

PROBST, J. (1868): Tertiäre Pflanzen von Heggbach bei Biberach nebst Nachweis der Lagerungsverhältnisse. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **24**: 172–185; Stuttgart.

– (1873): Das Hochgeländ. Ein Beitrag zur Kenntnis der oberschwäbischen Tertiärschichten. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **29**: 131–140; Stuttgart.

– (1879): Verzeichnis der Fauna und Flora der Molasse im Württembergischen Oberschwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **35**: 221–304, 2 Taf.; Stuttgart.

– (1883): Beschreibung der fossilen Pflanzenreste aus der Molasse von Heggbach OA. Biberach und einigen andern oberschwäbischen Localitäten. Erste Abtheilung: Dicotyledonen. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **39**: 166–242, 2 Taf.; Stuttgart.

– (1884): Beschreibung der fossilen Pflanzenreste aus der Molasse von Heggbach OA. Biberach und einigen andern Localitäten. Zweite Abtheilung: Monocotyledonen, Gymnospermen, Cryptogamen. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **40**: 65–95, 1 Taf.; Stuttgart.

– (1888): Beschreibung einiger Lokalitäten in der Molasse von Oberschwaben. Vorträge. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **44**: 64–114; Stuttgart.

RACHL, R. (1983): Die Chiroptera (Mammalia) aus den mittelmiozänen Kalken des Nördlinger Rieses (Süddeutschland). – Diss. Univ. München (Fotodruck), 284 S., 80 Abb., 54 Tab.; München.

REGELMANN, C. & GROSS, H. (1877): Trigonometrische Höhenbestimmungen und Notizen über den Gebirgsbau für die Atlasblätter Ehingen, Laupheim und Riedlingen. – *In*: K. Statistisch-Topographisches Bureau (Hrsg.): Statistik der Universität Tübingen, Anhang: 63–139; Stuttgart (Kohlhammer; Supplement-Bd. der Württ. Jahrb. f. Statistik u. Landesk.).

– (1882): Trigonometrische und barometrische Höhenbestimmungen und Notizen über den Gebirgsbau für die Atlasblätter I. Friedrichshafen, Isny, Leutkirch, Ravensburg, Tettnang und Wilhelmsdorf. II. Biberach, Ochsenhausen und Saulgau. – *In*: K. Statistisch-Topographisches Bureau (Hrsg.): Statistik der Universität Tübingen, Anhang: 1–100; Stuttgart (Kohlhammer; Supplement-Bd. der Württ. Jahrb. f. Statistik u. Landesk.).

REICHENBACHER, B., BÖTTCHER, R., BRACHER, H., DOPPLER, G., ENGELHARDT, W. VON, GREGOR, H.-J., HEISSIG, K., HEIZMANN, E. P. J., HOFMANN, F., KÄLIN, D., LEMCKE, K., LUTERBACHER, H.P., MARTINI, E., PFEIL, F., REIFF, W., SCHREINER, A., STEININGER, F. F. (1998): Graupensandrinne – Ries-Impakt: Zur Stratigraphie der Grimmelfinger Schichten, Kirchberger Schichten und Oberen Süßwassermolasse (nördliche Vorlandmolasse, Süddeutschland). – Z. dt. geol. Ges., **149/1**: 127–161, 9 Abb.; Stuttgart.

REICHENBACHER, B., DOPPLER, G., SCHREINER, A., BÖTTCHER, R., HEISSIG, K. & HEIZMANN, E. P. J. (1998): Lagerungsverhältnisse von Grimmelfinger Schichten und Kirchberger Schichten: Kommentar zur „Revision der Stratigraphie der süddeutschen Brackwassermolasse". – Z. dt. geol. Ges., **149/2**: 321–326; Stuttgart.

REUTER, L. (1925): Die Verbreitung jurassischer Kalkblöcke aus dem Ries im südbayerischen

Diluvialgebiet (Ein Beitrag zur Lösung des Riesproblems). – Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., **14**: 191–218, 3 Abb., 1 Kartenskizze; Stuttgart.

RÖSSNER, G. E: (1995): Odontologische und schädelanatomische Untersuchungen an *Procervulus* (Cervidae, Mammalia). – Münchner geowiss. Abh., A, **29**: 128 S., 216 Abb., 118 Tab., 7 Taf.; München.

ROMAN, F. & VIRET, J. (1934): La faune de Mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). – Mém. Soc. géol. France, N. S. 9, **21**/2–3, 67 S., 25 Abb., 1 Tab., 12 Taf.; Paris.

SACH, V. (1997): Neue Vorkommen von Brockhorizonten in der Oberen Süßwassermolasse von Baden-Württemberg (Deutschland) – Zeugnisse der Rieskatastrophe im Mittelmiozän. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **205**/3: 323–337, 7 Abb.; Stuttgart.

SANDBERGER, C. L. F. (1870–1875): Die Land- und Süßwasser-Conchylien der Vorwelt. 1000 S., 1 Tab., 36 Taf.; Wiesbaden (C. W. Kreidel).

SCHAUB, S. (1925): Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs und ihre lebenden Verwandten. – Abh. Schweiz. paläont. Ges., **45**/3, 110 S., 15 Abb., 5 Taf.; Genf (Naturhistorisches Museum).

SCHAUB, S. & ZAPFE, H. (1953): Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (CSSR). Simplicidentata. – Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I, **162**/3: 181–215, 5 Abb., 3 Taf.; Wien.

SCHEUENPFLUG, L. (1980): Neue Funde ortsfremder Weißjuragesteine in Horizonten der südbayerischen miozänen Oberen Süßwassermolasse um Augsburg (Ein Beitrag zum Problem der REUTERschen Blöcke). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., **62**: 131–142, 1 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

SCHLEICH, H.-H. (1983): Die mittelmiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 13. *Chamaeleo bavaricus* sp. nov., ein neuer Nachweis aus dem Jungtertiär Süddeutschlands. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **23**: 77–81, 2 Abb., 1 Taf.; München.

– (1984): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 2. *Chamaeleo pfeili* sp. nov. von der untermiozänen Fossilfundstelle Rauscheröd/Niederbayern (Reptilia, Sauria, Chamaeleonidae). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **24**: 97–103, 5 Abb., 1 Taf.; München.

SCHMIDT-KALER, H. (1969): Versuch einer Profildarstellung für das Rieszentrum vor der Kraterbildung (Beilage 5). – Geologica Bavarica, **61**: 38–40, 1 Beilage; München.

– (1986): Ein Vorkommen von ortsfremden Weißjurakalkbrocken bei Pfaffenhofen an der Ilm. – Geol. Bl. NO-Bayern, **36**/3–4: 309–310; Erlangen.

SCHMIDT-KITTLER, N. (1971): Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen. 3. Suidae (Artiodactyla, Mammalia). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **11**: 129–170, 23 Abb., 2 Taf.; München.

– (1972): Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen. Proboscidea (Mammalia). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **12**: 83–95, 3 Abb., 2 Taf.; München.

– (1973): Dimyloides – Neufunde aus der oberoligozänen Spaltenfüllung „Ehrenstein 4" (Süddeutschland) und die systematische Stellung der Dimyliden. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **13**: 125–139, 10 Abb., 1 Taf.; München.

– (Ed.) (1987): International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene – Mainz, February 18th-21st 1987. – Münchner geowiss. Abh., A, **10**: 312 S., 111 Abb., 32 Tab., 13 Taf.; München.

– (1989): A biochronologic subdivision of the European Paleogene based on Mammals – Report on results of the Paleogene symposium held in Mainz in February 1987. – *In*: LINDSAY, E. H., FAHLBUSCH, V. & MEIN, P. (Ed.): European Neogene Mammal Chronology. NATO ASI, A (Life Sci.), **180**: 47–50, 1 Abb.; New York & London (Plenum Press).

SCHÖTZ, M. (1985): Die Dimyliden (Mammalia, Insectivora) aus der Kiesgrube Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **25**: 95–130, 20 Abb.; München.

– (1988): Die Erinaceiden (Mammalia, Insectivora) aus Niederaichbach und Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. **28**: 65–87, 17 Abb.; München.

– (1989): Die *Plesiosorex*-Funde (Insectivora, Mamm.) aus der Kiesgrube Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **29**: 141–157, 9 Abb.; München.

– (1993): Zwei Hamsterfaunen (Rodentia, Mammalia) aus der niederbayerischen Molasse. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **33**: 155–193, 9 Abb., 9 Taf.; München.

SCHOLZ, H. (1986): Eine mittelmiozäne Wirbeltierfundstätte: Höll bei Gestratz. – Natur und Museum, **116/3**: 65–80, 9 Abb., 1 Tab.; Frankfurt/Main.

– (1995): Bau und Werden der Allgäuer Landschaft. Zwischen Lech und Bodensee – eine süddeutsche Erd- und Landschaftsgeschichte. 2. Aufl., 353 S., 134 Abb., 47 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

SCHWERD, K., DOPPLER, G. & UNGER, H. J. (1996): Gesteinsfolge des Molassebeckens und der inneralpinen Tertiärbecken. 4.1 Allgemeiner Überblick. – *In*: Bayerisches Geologisches Landesamt (Hrsg.): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:500.000. – 4. Aufl.: 141–149, 1 Abb., 1 Tab.; München.

STAUDACHER,Th., JESSBERGER, E.K., DOMINIK, B., KIRSTEN, T. & SCHAEFFER, O.A. (1982): ^{40}Ar-^{39}Ar Ages of Rocks and Glasses from the Nördlinger Ries Crater and the Temperature History of Impact Breccias. – J. Geophysics, **51**: 1–11; Berlin & New York (Springer).

STEHLIN, H. G. (1939): *Dicrocerus elegans* LARTET und sein Geweihwechsel. – Eclogae geol. Helv., **32/2**: 162–179, 11 Abb.; Basel.

STEHLIN, H. G. & SCHAUB, S. (1951): Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. – Schweiz. paläont. Abh., **67**, 385 S., 620 Abb.; Basel.

STEININGER, F. F., BERNOR, R. L. & FAHLBUSCH, V. (1989): European Neogene marine/continental chronologic correlations. – *In*: LINDSAY, E. H., FAHLBUSCH, V. & MEIN, P. (Ed.): European Neogene Mammal Chronology. NATO ASI, A (Life Sci.), **180**: 15–46, 1 Abb., 1 Tab.; New York & London (Plenum Press).

STEPHAN, W. (1952): Ein tortoner Brockhorizont in der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. – Geologica Bavarica, **14**: 76–85, 2 Abb.; München.

– (1955): Über den Vulkanismus in der OSM (Anhang). – *In*: Bayerisches Geologisches Landesamt (Hrsg.): Erläuterungen zur Geologischen Übersichtskarte der Süddeutschen Molasse 1:300.000: 57 S.; München.

STORZER, D. & GENTNER, W. (1970): Spaltspuren-Alter von Riesgläsern, Moldaviten und Bentoniten. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., **52**: 97–111, 8 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

THENIUS, E. (1952): Die Boviden des steirischen Tertiärs. Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs VII. – Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, **161/7**: 409–439, 11 Abb., 4 Tab.; Wien. – [1952a]

– (1952): Die Säugetierfauna aus dem Torton von Neudorf an der March (CSR). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **96/1**: 27–136, 70 Abb.; Stuttgart. – [1952b]

– (1956): Die Suiden und Tayassuiden des steirischen Tertiärs. Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs VIII. – Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, **165/4–5**: 337–382, 31 Abb., 8 Tab.; Wien.

TOBIEN, H. (1963): Zur Gebiß-Entwicklung tertiärer Lagomorphen (Mamm.) Europas. – Notizbl. Hess. L.-Amt Bodenforsch., **91**: 16–35, 14 Abb., 1 Tab.; Wiesbaden.

UNGER, H. J. (1989): Die Lithozonen der Oberen Süßwassermolasse Südostbayerns und ihre vermutlichen zeitlichen Äquivalente gegen Westen und Osten. – Geologica Bavarica, **94**: 195–237, 16 Abb., 5 Tab.; München.

– (1996): Östliche Vorlandmolasse und Braunkohlentertiär i. w. S. (Kap. 4.4). – *In*: Bayerisches Geologisches Landesamt (Hrsg.): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:500.000. – 4. Aufl.: 168–185, 10 Abb., 2 Tab.; München.

VIRET, J. (1951): Catalogue raisonné de la faune des mammifères miocènes de La Grive-St-Alban (Isère). I: Chiroptères, Carnivores, Edentés pholidotes. – Nouv. Arch. Mus. Hist. natur. Lyon, **3**, 104 S.; Lyon.

WERNER, J. (1994): Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands – Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **200**, 263 S., 139+XIII Abb., 21 Tab., 8 Taf.; Stuttgart.

WEIDENBACH, F. (1937): Erläuterungen zur Geologischen Spezialkarte von Württemberg (1:25.000). Blatt Biberach, Nr. **157**. 97 S., 15 Abb.; Stuttgart (Württ. Statistisches Landesamt).

– (1940): Erläuterungen zur Geologischen Spezialkarte von Württemberg (1:25.000). Blatt Ochsenhausen, Nr. **158**. 69 S., 5 Abb.; Stuttgart (Württ. Statistisches Landesamt).

Wu, W. (1982): Die Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). – Zitteliana, **9**: 37–80, 16 Abb., 3 Tab., 3 Taf.; München.

– (1990): Die Gliriden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **30**: 65–105, 9 Abb., 5 Taf.; München.

– (1993): Neue Gliridae (Rodentia, Mammalia) aus untermiozänen (orleanischen) Spaltenfüllungen Süddeutschlands. – Documenta naturae, **81**, 149 S., 19 Abb., 11 Tab., 9 Taf.; München.

Zapfe, H. (1979): *Chalicotherium grande* (Blainv.) aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devinská Nová Ves), Tschechoslowakei. – N. Denkschr. naturhist. Mus. Wien, 2. Bd., 282 S., 156 Abb., 3 Taf.; Wien-Horn (Ferdinand Berger).

Ziegler, R. (1983): Odontologische und osteologische Untersuchungen an *Galerix exilis* (Blainville) (Mammalia, Erinaceidae) aus den miozänen Ablagerungen von Steinberg und Goldberg im Nördlinger Ries (Süddeutschland). – Diss. Univ. München (Fotodruck), 244 S., 189 Abb., 57 Tab., 15 Taf.; München.

– (1985): Talpiden (Mammalia: Insectivora) aus dem Orleanium und Astaracium Bayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **25**: 131–175, 16 Abb., 6 Taf.; München.

– (1990): Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae und Dimylidae (Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **158**, 99 S., 6 Abb., 7 Tab., 11 Taf.; Stuttgart.

– (1994): Die Chiroptera (Mammalia) aus dem Untermiozän von Stubersheim 3 (Baden-Württemberg). – Münchner geowiss. Abh., A, **26**: 97–116, 4 Abb., 4 Tab., 5 Taf.; München.

– (1995): Die untermiozänen Kleinsäugerfaunen aus den Süßwasserkalken von Engelswies und Schellenfeld bei Sigmaringen (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **228**, 53 S., 4 Abb., 6 Tab., 9 Taf.; Stuttgart.

– (1998): Wirbeltiere aus dem Unter-Miozän des Lignit-Tagebaues Oberdorf (Weststeirisches Becken, Österreich): 5. Marsupialia, Insectivora und Chiroptera (Mammalia). – Ann. naturhist. Mus. Wien, A, **99**: 43–97, 1 Abb., 3 Tab., 9 Taf.; Wien.

Ziegler, R. & Fahlbusch, V. (1986): Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. – Zitteliana, **14**: 3–80, 31 Abb., 17 Tab., 10 Taf.; München.

Zöbelein, H. K. (1983): Die Vorlandmolasse bei Günzburg a. d. Donau und Heggbach bei Biberach a. d. Riß im Rahmen des süddeutschen Jungtertiärs. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **23**: 151–187, 2 Tab.; München.

– (1985): Helicidenschichten und Albstein in der miocänen Vorlandmolasse Südwestdeutschlands. – Jb. geol. L.-Amt Baden-Württ., **27**: 41–92, 1 Abb.; Freiburg i. Br.

Anschrift des Verfassers:

Dr. V. J. Sach, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

9. Anhang

9.1. Systematische Zusammenstellung der nachgewiesenen Säugetiertaxa

Ordnung Insectivora Bowdich 1821

Familie Erinaceidae Bonaparte 1838
- ***Galerix*** aff. ***symeonidisi*** Doukas 1983
- ***Galerix*** aff. ***exilis*** (Blainville 1840)
- ***Mioechinus*** sp. vel ***Amphechinus*** sp.

Familie Soricidae Gray 1821
- ***Miosorex*** sp.
- **Soricidae** div. indet.

Familie Dimylidae Schlosser 1887
- ***Plesiodimylus*** sp.

Familie Talpidae Gray 1825
- ***Proscapanus*** cf. ***sansaniensis*** (Lartet 1851)
- **Talpidae** indet.

Ordnung Chiroptera Blumenbach 1799

Familie Vespertilionidae Gray 1821
- ***Myotis*** sp.

Ordnung Rodentia Bowdich 1821

Familie Sciuridae Gray 1821
- ***Heteroxerus*** aff. ***rubricati*** Crusafont et al. 1955
- ***Miopetaurista*** sp.
- **Sciuridae** indet.

Familie Castoridae Gray 1821
- ***Steneofiber*** sp.

Familie Eomyidae Déperet & Douxami 1902
- ***Keramidomys carpathicus*** (Schaub & Zapfe 1953) vel ***thaleri*** Hugueney & Mein 1968

Familie Gliridae Thomas 1897
- ***Microdyromys praemurinus*** (Freudenberg 1941) vel ***miocaenicus*** (Baudelot 1965)
- ***Microdyromys*** cf. ***miocaenicus*** (Baudelot 1965)
- ***Paraglirulus werenfelsi*** Engesser 1972
- ***Miodyromys aegercii*** Baudelot 1972
- ***Miodyromys*** sp.
- **Gliridae** div. indet.

Familie Cricetidae Rochebrune 1883
- ***Megacricetodon minor*** (Lartet 1851)
- ***Megacricetodon lappi*** (Mein 1958)
- ***Democricetodon gracilis*** Fahlbusch 1964
- ***Democricetodon mutilus*** Fahlbusch 1964
- ***Eumyarion*** cf. ***medius*** (Lartet 1851)
- ***Eumyarion*** sp.
- ***Cricetodon*** aff. ***meini*** Freudenthal 1963
- ***Cricetodon*** cf. ***sansaniensis*** Lartet 1851
- ***Cricetodon*** sp.

Ordnung Lagomorpha BRANDT 1855

Familie Ochotonidae THOMAS 1897
- ***Prolagus oeningensis*** (KÖNIG 1825)
- **Ochotonidae** indet.

Ordnung Carnivora Fissipeda BLUMENBACH 1791

Familie Mustelidae SWAINSON 1835
- ***Trocharion albanense*** F. MAJOR 1903
- ***Proputorius*** aff. ***sansaniensis*** FILHOL 1890
- **Mustelidae** indet.

Familie Viverridae GRAY 1821
- ***Semigenetta sansaniensis*** (LARTET 1851)
- **Viverridae** indet. vel **Mustelidae** indet.

Familie Felidae GRAY 1821
- ***Prosansanosmilus*** sp. vel ***Sansanosmilus*** sp.
- **Carnivora** div. indet.

Ordnung Perissodactyla OWEN 1848

Familie Chalicotheriidae GILL 1872
- **Chalicotheriidae** indet.

Familie Rhinocerotidae OWEN 1845
- ***Brachypotherium brachypus*** (LARTET 1848)
- **Rhinocerotidae** indet.

Ordnung Artiodactyla OWEN 1848

Familie Suidae GRAY 1821
- ***Hyotherium*** cf. ***soemmeringi*** H. VON MEYER 1834
- **Suidae** indet.

Familie Cainotheriidae CAMP & VANDERHOOF 1940
- ***Cainotherium*** cf. ***huerzeleri*** HEIZMANN 1983

Familie Moschidae GRAY 1821
- cf. ***Micromeryx flourensianus*** LARTET 1851

Familie Cervidae GRAY 1821
- cf. ***Procervulus dichotomus*** (GERVAIS 1849)
- ***Heteroprox larteti*** (FILHOL 1890)
- ***Heteroprox/Euprox*** sp.
- ***Dicrocerus elegans*** LARTET 1837
- **Cervidae** indet.

Familie Palaeomericidae LYDEKKER 1883
- ***Palaeomeryx*** sp.

Familie Tragulidae MILNE-EDWARDS 1864
- ***Dorcatherium guntianum*** H. VON MEYER 1846
- ***Dorcatherium*** cf. ***crassum*** (LARTET 1851)

Familie Bovidae GRAY 1821
- ***Miotragocerus*** sp.

Ordnung Proboscidea ILLIGER 1811

Familie Gomphotheriidae CABRERA 1929
- ***Gomphotherium angustidens*** (CUVIER 1806)
- **Proboscidea** indet.

9.2. Statistik zur Kleinsäugerfauna Edelbeuren-Maurerkopf

Z. = Anzahl der Zähne, m.I.z. = minimale Individuenzahl

	Z.	m.I.z.
Ordnung Insectivora	11	6
Fam. **Erinaceidae**	7	3
Galerix aff. *symeonidisi*	6	2
Mioechinus sp. vel *Amphechinus* sp.	1	1
Fam. **Soricidae**	2	1
Miosorex sp.	1	1
Soricidae indet.	1	1
Fam. **Dimylidae**	1	1
Plesiodimylus sp.	1	1
Fam. **Talpidae**	1	1
Talpidae indet.	1	1
Ordnung Rodentia	96	20
Fam. **Sciuridae**	1	1
Sciuridae indet.	1	1
Fam. **Eomyidae**	2	1
Keramidomys carpathicus vel *thaleri*	2	1
Fam. **Gliridae**	15	4
Microdyromys cf. *miocaenicus*	1	1
Paraglirulus werenfelsi	5	1
Miodyromys aegercii	9	2
Fam. **Cricetidae**	78	14
Megacricetodon minor	46	7
Megacricetodon lappi	15	3
Eumyarion cf. *medius*	11	2
Democricetodon mutilus	2	1
Cricetodon aff. *meini*	4	1
Ordnung Lagomorpha	46	5
Fam. **Ochotonidae**	46	5
Prolagus oeningensis	17	5
Ochotonidae indet.	29	?
Kleinsäugerfauna Edelbeuren-Maurerkopf	153	31

9.3. Statistik zur Kleinsäugerfauna Wannenwaldtobel 2

Z. = Anzahl der Zähne, m.I.z. = minimale Individuenzahl

	Z.	m.I.z.
Ordnung Insectivora	21	8
Fam. **Erinaceidae**	8	3
Galerix aff. *exilis*	7	2
Mioechinus sp. vel *Amphechinus* sp.	1	1
Fam. **Soricidae**	10	2
Soricidae indet.	10	2
Fam. **Talpidae**	3	3
Proscapanus cf. *sansaniensis*	2	2
Talpidae indet.	1	1
Ordnung Chiroptera	1	1
Fam. **Vespertilionidae**	1	1
Myotis sp.	1	1
Ordnung Rodentia	100	24
Fam. **Sciuridae**	11	3
Heteroxerus aff. *rubricati*	10	2
Miopetaurista sp.	1	1
Fam. **Gliridae**	35	8
Microdyromys praemurinus vel *miocaenicus*	19	4
Miodyromys aegercii	16	4
Fam. **Cricetidae**	54	13
Megacricetodon minor	32	5
Eumyarion sp.	1	1
Democricetodon gracilis	4	1
Democricetodon mutilus	14	4
Cricetodon aff. *meini*	3	2
Ordnung Lagomorpha	15	3
Fam. **Ochotonidae**	15	3
Prolagus oeningensis	4	1
Ochotonidae indet.	11	2
Kleinsäugerfauna Wannenwaldtobel 2	137	36

9.4. Maßtabellen zu den Bezahnungen von *Megacricetodon minor*

Abkürzungen: siehe Kap. 1.4.6.

Wannenwaldtobel 2

Tab. 17. *Megacricetodon minor* - Wannenwaldtobel 2 *Unterkieferzähne*

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46540/A1	M_1 sin.	1,40	0,88	Mand.-Fragm. mit M_1-M_3
46540/A2	M_1 sin.	1,29	0,83	
46540/A3	M_1 sin.	~1,34	~0,70	Zahnfragment
46540/A5	M_1 sin.	1,41	0,83	
46540/A6	M_1 dext.	1,38	0,77	
46540/A7	M_1 dext.	1,43	0,89	Zahn in 2 Teile zerbrochen
46540/A9	M_1 dext.	1,28	0,75	
46540/A10	M_1 dext.	1,28	0,76	
46540/A11	M_1 dext.	1,38	0,83	
46540/B1	M_2 sin.	1,05	0,91	siehe SMNS 46540/A1
46540/B4	M_2 sin.	1,09	0,92	
46540/B5	M_2 sin.	1,12	0,90	
46540/B6	M_2 dext.	1,09	0,82	
46540/B7	M_2 dext.	1,11	0,83	
46540/B8	M_2 dext.	1,15	0,75	
46540/C1	M_3 sin.	0,88	0,71	siehe SMNS 46540/A1+B1
46540/C2	M_3 sin.	0,97	0,74	
46540/C3	M_3 sin.	0,95	0,74	
46540/C4	M_3 sin.	0,92	0,65	
46540/C5	M_3 sin.	0,95	0,70	teilweise beschädigt

Tab. 18. *Megacricetodon minor* - Wannenwaldtobel 2 *Oberkieferzähne*

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46540/D4	M^1 sin.	1,46	0,92	
46540/D5	M^1 sin.	1,59	0,95	Max.-Fragm.
46540/D6	M^1 dext.	1,45	0,95	
46540/D7	M^1 dext.	~1,56	1,01	Vorderknospe beschädigt
46540/E4	M^2 sin.	1,11	0,88	
46540/E5	M^2 sin.	1,09	0,90	
46540/E6	M^2 dext.	1,06	0,93	
46540/E7	M^2 dext.	1,12	0,95	
46540/F5	M^3 sin.	0,82	0,73	
46540/F6	M^3 dext.	0,71	0,76	
46540/F7	M^3 dext.	0,69	0,74	
46540/F10	M^3 dext.	0,71	0,77	

Edelbeuren-Maurerkopf

Tab. 19. *Megacricetodon minor* - Edelbeuren-Maurerkopf
Unterkieferzähne

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46541/A4	M_1 sin.	-	-	Zahnfragment
46541/A5	M_1 sin.	-	0,83	Zahnfragment
46541/A6	M_1 sin.	1,35	0,84	
46541/A7	M_1 sin.	1,33	0,83	
46542/A1	M_1 sin.	1,42	0,84	Mand.-Fragm.
46542/A2	M_1 sin.	1,34	0,88	Mand.-Fragm. mit M_1-M_2
46542/A3	M_1 sin.	1,31	0,83	Mand.-Fragm. mit M_1-M_3
46541/A8	M_1 dext.	1,44	0,85	
46542/A4	M_1 dext.	1,30	0,78	Mand.-Fragm. mit M_1-M_3
46542/A5	M_1 dext.	1,45	0,89	Mand.-Fragm. mit M_1-M_2
46542/A2	M_2 sin.	1,09	0,95	siehe M_1, SMNS 46542/A2
46542/A3	M_2 sin.	1,04	0,88	siehe M_1, SMNS 46542/A3
46541/B8	M_2 dext.	1,12	0,88	
46541/B9	M_2 dext.	1,05	0,85	
46541/B10	M_2 dext.	1,05	0,83	
46541/B11	M_2 dext.	1,12	0,91	
46542/A4	M_2 dext.	1,00	0,89	siehe M_1, SMNS 46542/A4
46542/A5	M_2 dext.	1,16	0,95	siehe M_1, SMNS 46542/A5
46541/C7	M_3 sin.	0,94	0,69	
46542/A3	M_3 sin.	0,90	0,77	siehe M_1, SMNS 46542/A3
46541/C8	M_3 dext.	0,96	0,71	
46541/C9	M_3 dext.	0,97	0,76	
46542/A4	M_3 dext.	1,00	0,82	siehe M_1, SMNS 46542/A4

Tab. 20. *Megacricetodon minor* - Edelbeuren-Maurerkopf *Oberkieferzähne*

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46541/D2	M^1 sin.	1,42	-	Zahnfragment
46541/D3	M^1 sin.	1,30	~0,84	Zahnfragment
46541/D4	M^1 sin.	1,46	0,91	
46541/D5	M^1 sin.	1,40	0,97	
46541/D6	M^1 sin.	1,38	0,91	
46541/D7	M^1 sin.	1,46	0,92	
46541/D8	M^1 dext.	1,50	0,97	
46541/D9	M^1 dext.	1,53	1,00	
46541/D10	M^1 dext.	1,52	0,98	
46541/D11	M^1 dext.	1,45	0,91	Zahn in 2 Teile zerbrochen
46541/D12	M^1 dext.	-	-	Zahnfragment
46541/E1	M^2 sin.	1,02	0,81	
46541/E2	M^2 sin.	1,04	0,89	
46541/E3	M^2 sin.	1,07	0,90	
46541/E4	M^2 sin.	1,01	0,85	
46541/E5	M^2 sin.	1,00	0,89	
46541/E6	M^2 sin.	1,00	0,81	
46541/E7	M^2 sin.	1,00	0,87	
46541/E8	M^2 dext.	1,06	0,91	
46541/E9	M^2 dext.	1,03	0,87	
46541/E10	M^2 dext.	1,03	0,94	
46541/F7	M^3 sin.	0,78	0,76	
46541/F8	M^3 dext.	0,76	0,77	

9.5. Maßtabellen zu den Kieferresten und Einzelzähnen von *Dorcatherium guntianum*

Abkürzungen: siehe Kap. 1.4.6.

Wannenwaldtobel 2

Tab. 21. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Mand.-Fragm. sin. mit P_3-M_3 (P_1- und P_2-Alveolen vorhanden)

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46619	P_3 sin.	9,8	3,6	
(Uk 1)	P_4 sin.	9,1	4,2	Index Breite/Länge: 46,2 %
	M_1 sin.	8,6	5,8	
	M_2 sin.	10,1	6,9	
	M_3 sin.	15,2	7,1	
Zahnreihenvermessung:				
46619	L P_1-M_3	64,1		Alveolenrandmaß (P_1)
(Uk 1)	L P_3-M_3	54,3		
	L P_1-P_4	28,7		Alveolenrandmaß (P_1)
	L P_3-P_4	19,0		
	L M_1-M_3	35,7		
Unterkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.				86,7 mm
H des Mand.-Fragm. am Hr. des M_3				22,9 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_3				19,2 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1				14,7 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des P_3				12,0 mm

Tab. 22. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Mand.-Fragm. dext. mit P_3-M_3 (P_1- und P_2-Alveolen vorhanden)

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46620	P_3 dext.	9,1	3,4	Zahnfragment
(Uk 2)	P_4 dext.	8,3	3,9	Index Breite/Länge: 47,0 %
	M_1 dext.	9,2	5,6	
	M_2 dext.	10,1	6,6	
	M_3 dext.	-	6,7	Zahnfragment
Zahnreihenvermessung:				
46620	L P_1-P_4	29,3		Alveolenrandmaß (P_1)
(Uk 2)	L P_3-P_4	17,8		
Unterkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.				66,3 mm

Tab. 23. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Mand.-Fragm. sin. mit P_2-M_3 (ohne P_1)

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46621	P_2 sin.	6,8	2,8	
(Uk 3)	P_3 sin.	9,5	3,4	
	P_4 sin.	9,0	4,1	Index Breite/Länge: 45,6 %
	M_1 sin.	8,8	-	labial beschädigt
	M_2 sin.	9,6	6,4	
	M_3 sin.	14,4	6,5	
Zahnreihenvermessung:				
46621	L P_2-M_3	57,1		
(Uk 3)	L P_2-P_4	24,7		
	L M_1-M_3	32,9		
Unterkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.				80,7 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des P_3				11,8 mm

Tab. 24. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Mand.-Fragm. dext. mit P_3-P_4 und M_2-M_3 (P_2-Alveolen vorhanden)

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46622	P_3 dext.	9,8	3,4	
(Uk 4)	P_4 dext.	8,7	4,1	Index Breite/Länge: 47,1 %
	M_2 dext.	10,2	6,6	
	M_3 dext.	15,1	6,7	Zahnfragment
Zahnreihenvermessung:				
46622	L P_2-P_4	25,8		Alveolenrandmaß (P_2)
(Uk 4)	L P_3-P_4	17,9		
Unterkiefervermessung:				
H des Mand.-Fragm. am Vr. des P_3				12,5 mm

Tab. 25. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2

Mand.-Fragm. dext. mit P_4-M_3 (P_2- und P_3-Alveolen vorhanden)

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46623	P_4 dext.	9,0	4,3	Index Breite/Länge: 47,8 %
(Uk 5)	M_1 dext.	9,2	5,6	
	M_2 dext.	9,9	6,2	
	M_3 dext.	-	6,5	Zahnfragment
Zahnreihenvermessung:				
46623	L P_2-P_4	35,4		Alveolenrandmaß (P_2)
(Uk 5)	L P_4-M_2	28,0		
	L P_2-M_2	45,6		Alveolenrandmaß (P_2)
Unterkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.				68,8 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_3				15,9 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1				13,0 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des P_3				11,1 mm

Tab. 26. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2

Mand.-Fragm. sin. mit P_1+P_3-M_1 (P_2-Alveolen vorhanden)

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46624	P_1 sin.	2,5	1,8	
(Uk 6a)	P_3 sin.	9,0	3,5	
	P_4 sin.	8,5	4,1	Index Breite/Länge: 48,2 %
	M_1 sin.	-	~5,2	Zahnfragment
Zahnreihenvermessung:				
46624	L P_1-P_4	28,5		
(Uk 6a)	L P_3-P_4	18,2		
Unterkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.				60,3 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1				14,1 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des P_3				12,4 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des P_1				11,1 mm
Mand.-Fragm. 6a und 6b gehören zu einem Individuum!				

Tab. 27. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Mand.-Fragm. dext. mit P_2-M_1 (P_1-Alveole vorhanden)

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46624	P_2 dext.	7,0	2,8	
(Uk 6b)	P_3 dext.	9,3	3,5	
	P_4 dext.	8,8	4,1	Index Breite/Länge: 46,6 %
	M_1 dext.	9,2	5,5	
Zahnreihenvermessung:				
46624	L P_1-P_4	30,6		Alveolenrandmaß (P_1)
(Uk 6b)	L P_2-P_4	25,1		
	L P_1-M_1	40,1		Alveolenrandmaß (P_1)
Unterkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.				55,0 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1				14,3 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des P_3				12,5 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des P_2				11,6 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des P_1				11,3 mm
Mand.-Fragm. 6a und 6b gehören zu einem Individuum!				

Tab. 28. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Mand.-Fragm. sin. mit P_3-P_4 (P_2-Alveolen vorhanden)

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46625	P_3 sin.	~9,4	3,5	Zahnfragment
(Uk 7)	P_4 sin.	-	-	Zahnfragment
Unterkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.				45,5 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des P_3				13,0 mm

Tab. 29. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Mand.-Fragm. dext. mit D_2-M_1

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46626	D_2 dext.	6,9	2,4	
(Uk 8)	D_3 dext.	8,5	3,1	
	D_4 dext.	11,3	4,7	
	M_1 dext.	9,0	5,5	
Zahnreihenvermessung:				
46626	L D_2-D_4	26,9		
(Uk 8)	L D_2-M_1	36,4		
Unterkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.				42,8 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1				11,1 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_4				9,9 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_3				9,1 mm

Tab. 30. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Mand.-Fragm. sin. mit D_3-M_2 (D_2-Wurzelreste vorhanden)

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46627	D_3 sin.	9,3	3,1	
(Uk 9a)	D_4 sin.	11,1	4,6	
	M_1 sin.	9,0	5,5	
	M_2 sin.	10,3	6,5	
Zahnreihenvermessung:				
46627	L D_2-D_4	30,6		Alveolenrandmaß (D_2)
(Uk 9a)	L M_1-M_2	25,1		
	L D_2-M_2	40,1		Alveolenrandmaß (D_2)

Unterkiefervermessung:

Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.	60,5 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1	11,5 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_4	11,1 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_3	9,9 mm

Mand.-Fragm. 9a und 9b gehören zu einem Individuum!

Tab. 31. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Mand.-Fragm. dext. mit D_4-M_2+M_3-Keim (D_2- und D_3-Wurzelreste vorhanden)

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46627	D_4 dext.	10,7	4,7	
(Uk 9b)	M_1 dext.	8,9	5,5	lingual beschädigt
	M_2 dext.	10,5	6,5	
	M_3-Keim	-	-	
Zahnreihenvermessung:				
46627	L D_2-D_4	26,3		Alveolenrandmaß (D_2)
(Uk 9b)	L M_1-M_2	19,3		
	L D_2-M_2	45,9		Alveolenrandmaß (D_2)

Unterkiefervermessung:

Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.	64,3 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1	11,9 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_4	10,9 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_3	9,9 mm

Mand.-Fragm. 9a und 9b gehören zu einem Individuum!

Tab. 32. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Mand.-Fragm. sin. mit D_3-M_1

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46628	D_3 sin.	-	3,1	Zahnfragment
(Uk 10)	D_4 sin.	10,8	4,6	
	M_1 sin.	9,1	5,5	

Unterkiefervermessung:

Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.	37,9 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1	11,4 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_4	10,0 mm

Tab. 33. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Mand.-Fragm. dext. mit D_2-M_1

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46629	D_2 dext.	7,3	2,7	
(Uk 11)	D_3 dext.	9,3	3,2	
	D_4 dext.	-	4,9	Zahnfragment
	M_1 dext.	9,4	5,6	

Zahnreihenvermessung:

46629	L D_2-D_4	28,3
(Uk 11)	L D_2-M_1	38,3

Unterkiefervermessung:

Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.	48,2 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1	11,5 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_4	11,1 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_3	9,9 mm

Tab. 34. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Mand.-Fragm. sin. mit D_2-M_2+M_3-Keim

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46630	D_2 sin.	8,0	2,8	
(Uk 12)	D_3 sin.	9,8	3,0	
	D_4 sin.	~10,9	4,8	2 getrennte Zahnteile
	M_1 sin.	8,8	5,6	
	M_2 sin.	10,7	6,7	
	M_3-Keim	-	-	

Unterkiefervermessung:

Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.	~78,2 mm
H des Mand.-Fragm. am Hr. des M_2	18,1 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_2	15,5 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1	11,9 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_3	12,2 mm

Mand.-Fragm. in Fundlage präpariert!

Tab. 35. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Max.-Fragm. dext. mit P^3-M^3

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46631	P^3 dext.	10,8	5,8	
(Ok 1)	P^4 dext.	7,8	8,3	
	M^1 dext.	8,3	9,7	
	M^2 dext.	9,8	11,3	
	M^3 dext.	10,2	12,3	
Zahnreihenvermessung:				
46631	L P^3-P^4	18,2		
(Ok 1)	L M^1-M^3	27,8		
	L P^3-M^3	45,2		
Oberkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Max.-Fragm.				56,1 mm

Tab. 36. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Max.-Fragm. sin. mit D^3-M^2

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46632	D^3 sin.	-	-	Zahnfragment
(Ok 2)	D^4 sin.	8,7	9,1	
	M^1 sin.	9,1	10,1	
	M^2 sin.	10,5	11,5	
Zahnreihenvermessung:				
46632 (Ok 2)	L D^4-M^2	27,9		
Oberkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Max.-Fragm.				41,2 mm

Tab. 37. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Max.-Fragm. dext. mit P^3-M^1

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46633	P^3 dext.	-	-	Zahnfragment
(Ok 3)	P^4 dext.	8,2	8,2	
	M^1 dext.	8,2	-	Zahnfragment
Oberkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Max.-Fragm.				24,1 mm

Tab. 38. *Dorcatherium guntianum* - Wannenwaldtobel 2
Einzelzähne

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
Unterkieferzähne:				
46634/B2	D_2 dext.	-	2,5	Zahnfragment
Oberkieferzähne:				
46634/A1	M^3 dext.	10,2	11,7	Max.-Fragment
46634/B1	M^3 sin.	~10,2	12,1	labial beschädigt
46634/A2	P^2 sin.	10,5	3,8	

Edelbeuren-Schlachtberg

Tab. 39. *Dorcatherium guntianum* - Edelbeuren-Schlachtberg
Mand.-Fragm. sin. mit M_1-M_2

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46640	M_1 sin.	9,1	5,6	
	M_2 sin.	9,4	6,2	

Unterkiefervermessung:

Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.	31,0 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1	14,3 mm

Tab. 40. *Dorcatherium guntianum* - Edelbeuren-Schlachtberg
Mand.-Fragm. dext. mit D_4-M_1

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46641	D_4 dext.	10,5	4,5	vorderer Teil beschädigt
	M_1 dext.	9,2	5,7	

Unterkiefervermessung:

Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.	44,6 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_4	11,0 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1	13,4 mm

Tab. 41. *Dorcatherium guntianum* - Edelbeuren-Schlachtberg
Einzelzähne

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
Unterkieferzähne:				
46642/A1	D_3 sin.	-	3,2	Zahnfragment
46642/A2	D_4 sin.	11,1	4,4	
46642/A3	P_3 sin.	-	3,0	Zahnfragment
46642/A4	P_4 sin.	8,7	4,1	Index Breite/Länge: 47,1 %
46642/A5	M_1 sin.	9,1	5,8	
46642/B1	M_1 dext.	9,0	5,9	
46642/B2	M_2 sin.	10,3	6,9	
46642/B3	M_3 sin.	-	7,1	Zahnfragment
46642/B4	M_3 sin.	-	7,0	Zahnfragment
Oberkieferzähne:				
46643/A1	D^4 sin.	8,8	8,3	
46643/A2	M^1 dext.	8,8	9,7	
46643/A3	M^1 dext.	-	-	Zahnfragment
46643/A4	M^2 dext.	9,9	11,1	
46643/A5	M^2 dext.	9,9	11,1	
46643/A6	M^3 dext.	10,8	12,2	
46643/A7	M^2 dext.	10,0	11,7	
46643/A8	$M^{2/3}$ dext.	-	-	Zahnfragment
46643/A9	P^3 dext.	11,1	5,1	
46643/A10	P^3 sin.	10,4	4,8	

Edelbeuren-Maurerkopf

Tab. 42. *Dorcatherium guntianum* - Edelbeuren-Maurerkopf
Mand.-Fragm. sin. mit P_2-M_3 (P_1-Wurzelrest vorhanden)

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46644 (Uk 1)	P_2 sin.	5,9	2,5	
	P_3 sin.	9,3	3,3	
	P_4 sin.	8,8	3,7	Index Breite/Länge: 42,0 %
	M_1 sin.	8,7	5,8	
	M_2 sin.	9,4	6,4	
	M_3 sin.	14,4	6,5	
Zahnreihenvermessung:				
46644 (Uk 1)	L P_1-M_3	58,8		Alveolenrandmaß (P_1)
	L P_2-M_3	55,7		
	L P_1-P_4	26,7		Alveolenrandmaß (P_1)
	L P_2-P_4	24,1		
	L M_1-M_3	32,5		
Unterkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.				99,4 mm
H des Mand.-Fragm. am Hr. des M_3				20,0 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_3				15,3 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des M_1				11,7 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des P_2				10,7 mm

Tab. 43. *Dorcatherium guntianum* - Edelbeuren-Maurerkopf
Mand.-Fragm. dext. mit D_3-D_4 (D_2-Alveolen vorhanden)

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46645 (Uk 2)	D_3 dext.	9,4	2,9	
	D_4 dext.	10,2	4,5	
Zahnreihenvermessung:				
46645 (Uk 2)	L D_2-D_4	26,6		Alveolenrandmaß (D_2)
	L D_3-D_4	20,6		
Unterkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.				41,2 mm
H des Mand.-Fragm. am Hr. des D_4				11,6 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_4				10,1 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_3				8,8 mm

Tab. 44. *Dorcatherium guntianum* - Edelbeuren-Maurerkopf
Mand.-Fragm. dext. mit D_3-D_4

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
46645	D_3 dext.	9,5	2,9	
(Uk 3)	D_4 dext.	11,8	4,6	
Zahnreihenvermessung:				
46645 (Uk 3)	L D_3-D_4	21,1		
Unterkiefervermessung:				
Größte L des erhaltenen Mand.-Fragm.				36,5 mm
H des Mand.-Fragm. am Vr. des D_3				8,9 mm

Tab. 45. *Dorcatherium guntianum* - Edelbeuren-Maurerkopf
Einzelzähne

SMNS-Nr.	Position	L (mm)	B (mm)	Bemerkungen
Unterkieferzähne:				
46646/A1	D_2 sin.	7,0	2,6	
46646/A2	D_3 dext.	9,7	3,0	
46646/A3	D_3 dext.	9,5	3,1	
46646/A4	D_4 sin.	-	4,4	Zahnfragment
46646/A5	D_4 sin.	-	-	Zahnfragment
46646/A6	P_4 dext.	9,0	3,9	Index Breite/Länge: 43,3 %
Oberkieferzähne:				
46646/B0	D^2 sin.	9,7	3,9	posterolingual beschädigt
46646/B1	D^3 sin.	10,8	6,4	
46646/B2	D^4 sin.	8,7	8,0	
46646/B3	D^4 sin.	8,6	-	Zahnfragment
46646/B4	M^1 sin.	8,4	10,9	
46646/B5	M^1 dext.	8,7	11,1	
46646/B6	M^3 sin.	-	12,2	Zahnfragment

9.6. Tafeln

Tafel 1

Galerix aff. *symeonidisi* Doukas

Fig. 1. P^3 dext. (fragm.), occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46515/C3. – Ca. x15.

Fig. 2. M^1 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46515/B1. – Ca. x15.

Fig. 3. M^2 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46515/B2. – Ca. x15.

Fig. 4. M_1 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46515/A2. – Ca. x15.

Galerix aff. *exilis* (Blainville)

Fig. 5. M_1 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46516/C2. – Ca. x15.

Fig. 6. P^3 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46516/D2. – Ca. x15.

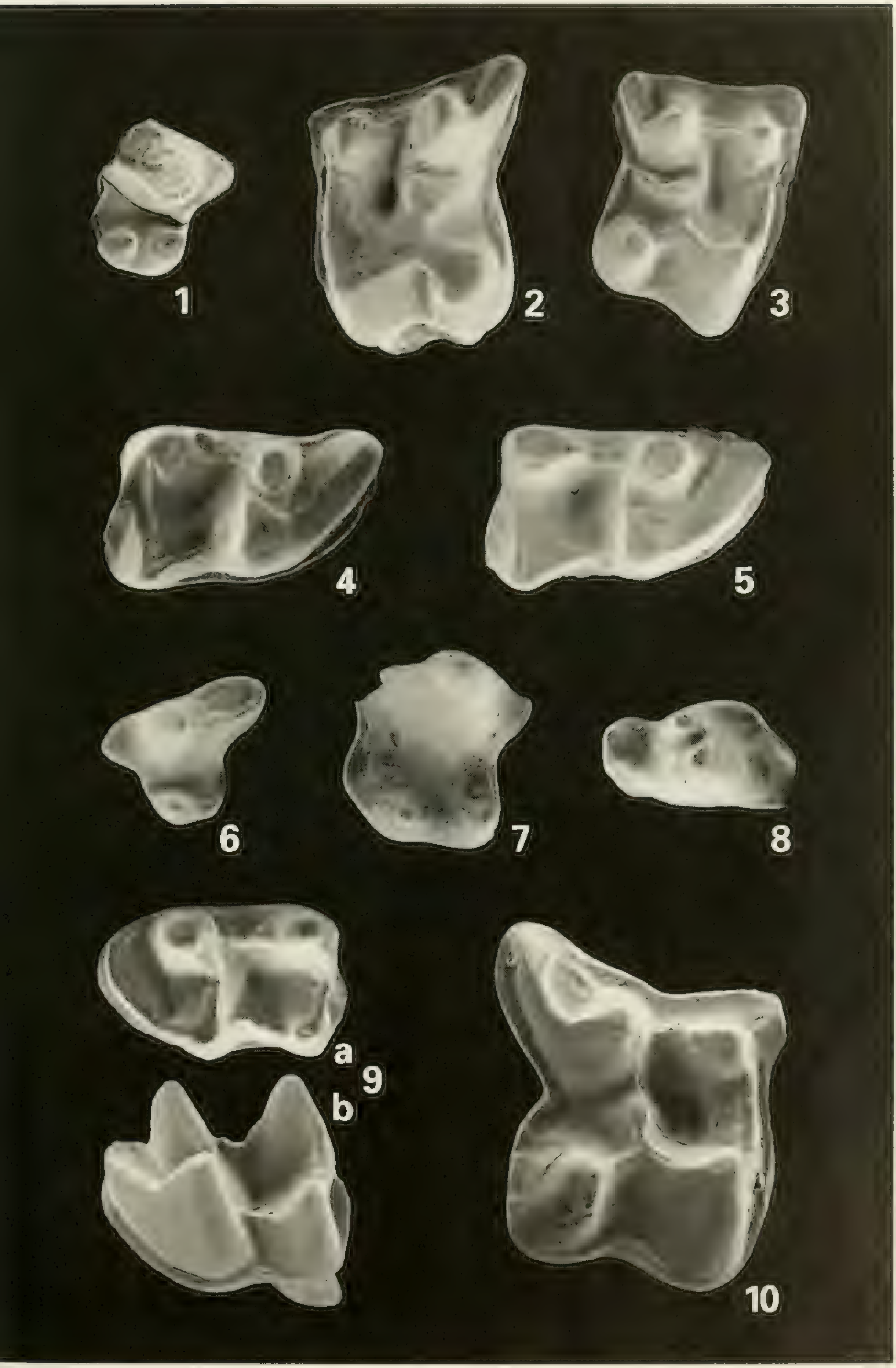
Fig. 7. P^4 dext. (fragm.), occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46516/D3. – Ca. x15.

Fig. 8. P_4 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46516/D1. – Ca. x15.

Fig. 9. M_2 sin., a: occlusale Ansicht, b: occluso-labiale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46516/A1. – Ca. x15.

Mioechinus sp. vel *Amphechinus* sp.

Fig. 10. M^1 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46517. – Ca. x10.


1
2
3
4
5
6
7
8
a
9
b
10

Tafel 2

Miosorex sp.

Fig. 1. I sup. sin., labiale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf: SMNS 46519/A1. – Ca. x25.

Soricidae indet.

Fig. 2. M^2 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46519/A2. – Ca. x25.

Fig. 3. M^1 dext. (fragm.), occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46520/A4. – Ca. x25.

Proscapanus cf. *sansaniensis* (LARTET)

Fig. 4. M^2 dext. (fragm.), occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46522/A1. – Ca. x15.

Talpidae indet.

Fig. 5. $P_{3/4}$ sin., labiale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46524/A1. – Ca. x15.

Fig. 6. Mand.-Fragm. dext., labiale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46524/B3. – Ca. x5.

Myotis sp.

Fig. 7. Mand.-Fragm. dext. mit M_3, a: occlusale Ansicht, b: occluso-labiale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46525. – Ca. x20.

Steneofiber sp.

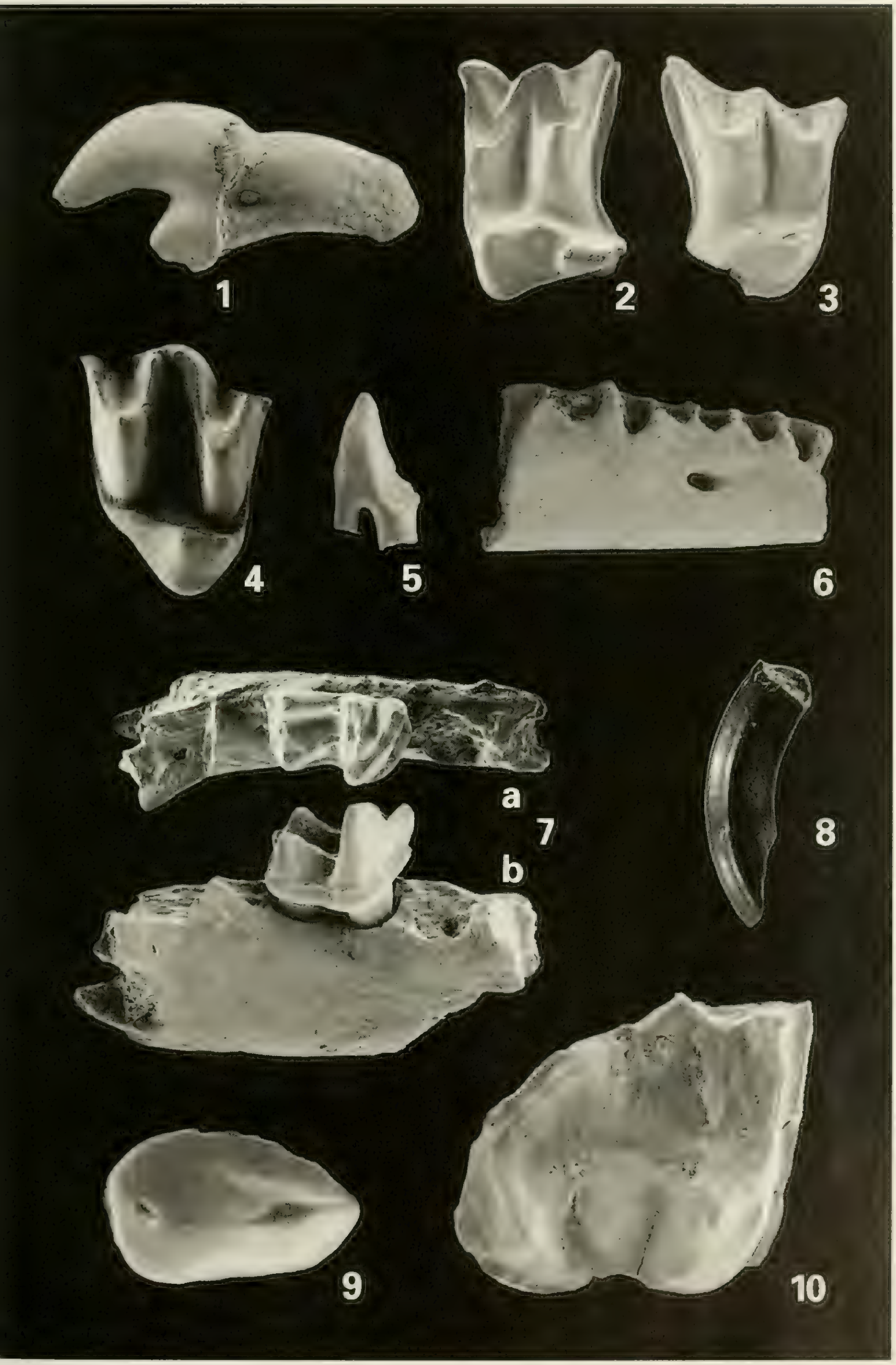
Fig. 8. I sup. sin. (fragm.), labiale Ansicht, Edelbeuren-Schlachtberg, SMNS 46531. – Ca. x1,5.

Plesiodimylus sp.

Fig. 9. P_1 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46521. – Ca. x25.

Miopetaurista sp.

Fig. 10. M_3 dext. (fragm.), occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46527. – Ca. x15.


1
2
3
4
5
6
a
7
b
8
9
10

Tafel 3

Heteroxerus aff. *rubricati* Crusafont et al.

Fig. 1. D^4 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46526/B1. – Ca. x20.

Fig. 2. P^4 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46526/B2. – Ca. x20.

Fig. 3. $M^{1/2}$ sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46526/A1. – Ca. x20.

Fig. 4. $M^{1/2}$ dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46526/A2. – Ca. x20.

Fig. 5. $M^{1/2}$ dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46526/A3. – Ca. x20.

Fig. 6. M^3 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46526/B4. – Ca. x20.

Fig. 7. M_3 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46526/C4. – Ca. x20.

Fig. 8. $M_{1/2}$ dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46526/C3. – Ca. x20.

Fig. 9. P_4 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46526/C2. – Ca. x20.

Keramidomys carpathicus (Schaub & Zapfe) vel *thaleri* Hugueney & Mein

Fig. 10. $M^{1/2}$ sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46532/B1. – Ca. x25.

Fig. 11. $M_{1/2}$ dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46532/A2. – Ca. x25.

Microdyromys cf. *miocaenicus* (Baudelot)

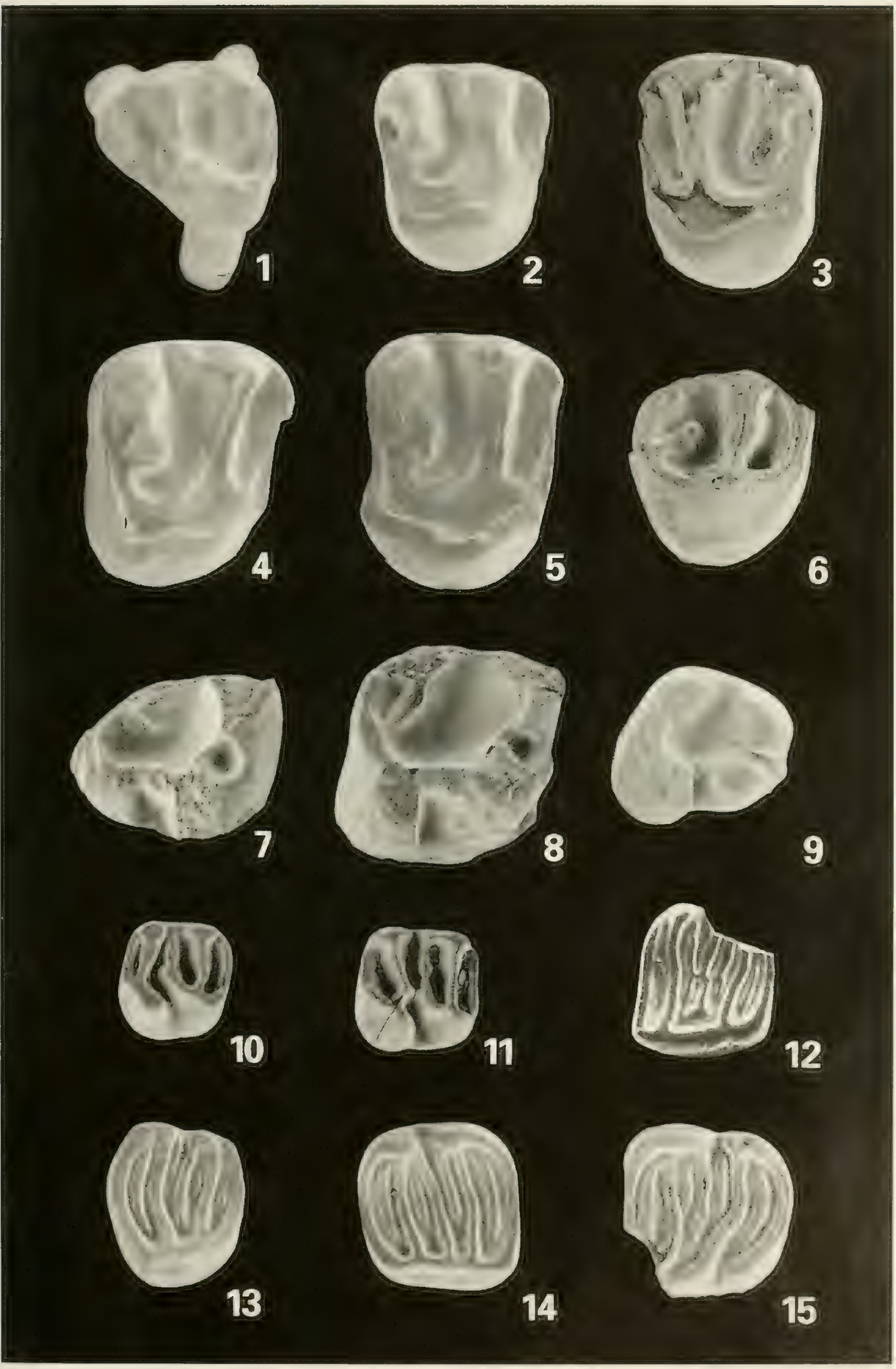
Fig. 12. M^1 dext. (fragm.), occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46534. – Ca. x25.

Paraglirulus werenfelsi Engesser

Fig. 13. P^4 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46535/C2. – Ca. x25.

Fig. 14. M^1 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46535/D1. – Ca. x25.

Fig. 15. M_2 sin. (fragm.), occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46535/B1. – Ca. x25.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15

Tafel 4

Microdyromys praemurinus (Freudenberg) vel *miocaenicus* (Baudelot)

Fig. 1. M^1 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46533/A2. – Ca. x25.

Fig. 2. M^2 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46533/A5. – Ca. x25.

Fig. 3. P_4 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46533/D2. – Ca. x25.

Fig. 4. M_1 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46533/C3. – Ca. x25.

Fig. 5. M^3 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46533/B4. – Ca. x25.

Fig. 6. Kompilierte Mandibular-Zahnreihe, occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2: P_4 dext., SMNS 46533/D4; M_1 dext., SMNS 46533/C5; M_2 dext., SMNS 46533/C7. – Ca. x25.

Miodyromys aegercii Baudelot

Fig. 7. M^1 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46537/D3. – Ca. x25.

Fig. 8. M^2 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46537/E1. – Ca. x25.

Fig. 9. M^2 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46537/E2. – Ca. x25.

Fig. 10. P^4 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46537/C3. – Ca. x25.

Fig. 11. M^1 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46536/A2. – Ca. x25.

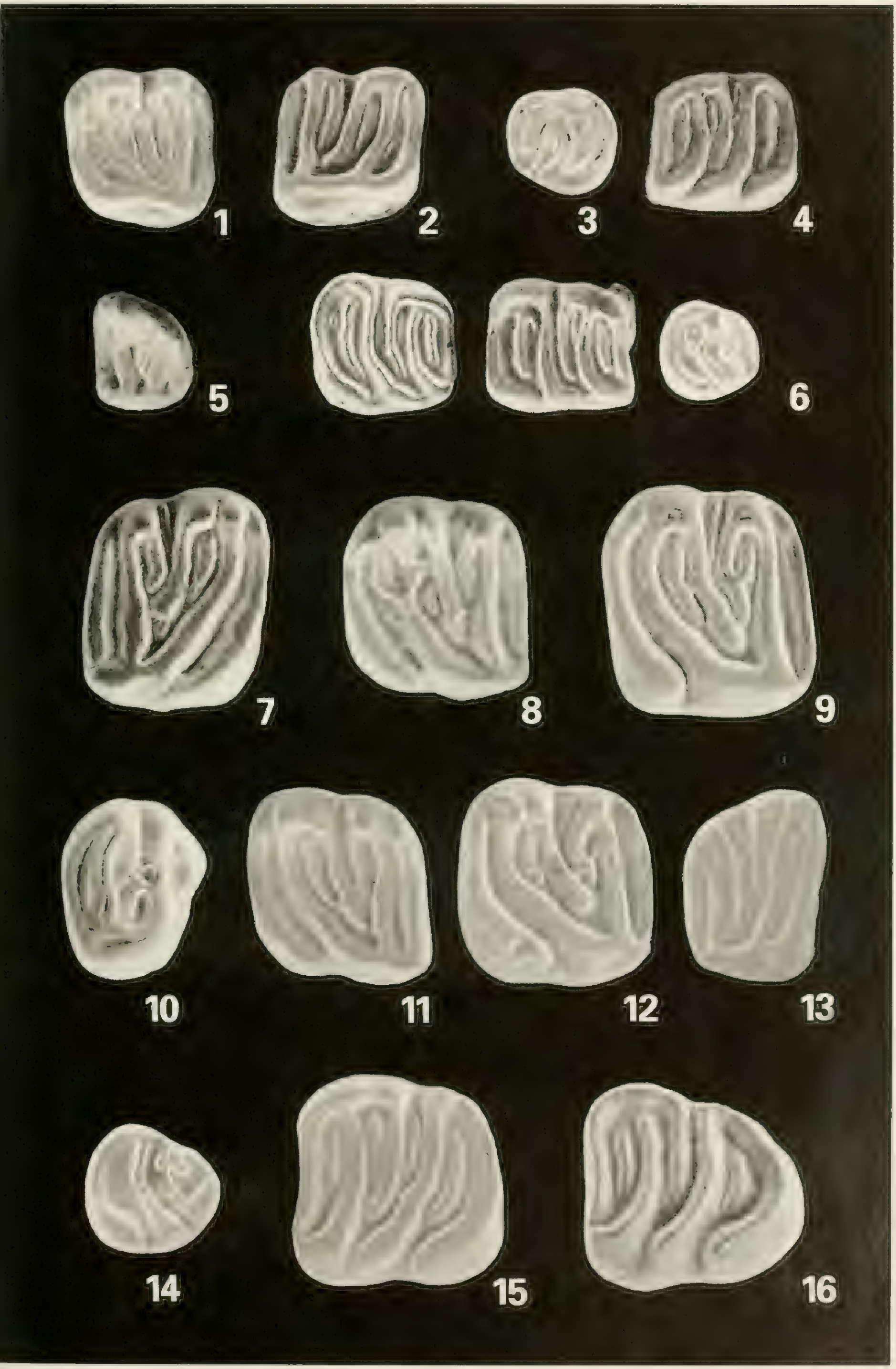
Fig. 12. M^2 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46536/A1. – Ca. x25.

Fig. 13. M^3 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46536/B6. – Ca. x25.

Fig. 14. P_4 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46536/D6. – Ca. x25.

Fig. 15. M_2 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46537/A2. – Ca. x25.

Fig. 16. M_3 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46537/B2. – Ca. x25.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16

Tafel 5

Megacricetodon minor (Lartet)

Fig. 1. Kompilierte Maxillar-Zahnreihe, occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf: M^1 sin., SMNS 46541/D7; M^2 sin., SMNS 46541/E4; M^3 sin., SMNS 46541/F7. – Ca. x20.

Fig. 2. M^1 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46541/D10. – Ca. x20.

Fig. 3. M^1 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46541/D5. – Ca. x20.

Fig. 4. Kompilierte Maxillar-Zahnreihe, occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf: M^1 dext., SMNS 46541/D9; M^2 dext., SMNS 46541/E8; M^3 dext., SMNS 46541/F8. – Ca. x20.

Fig. 5. M^1 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46541/D6. – Ca. x20.

Fig. 6. M^1 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46541/D4. – Ca. x20.

Fig. 7. M^1 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46541/D8. – Ca. x20.

Fig. 8. M$_1$ + M$_2$ sin. (Mand.-Fragm.), occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46542/A2. – Ca. x20.

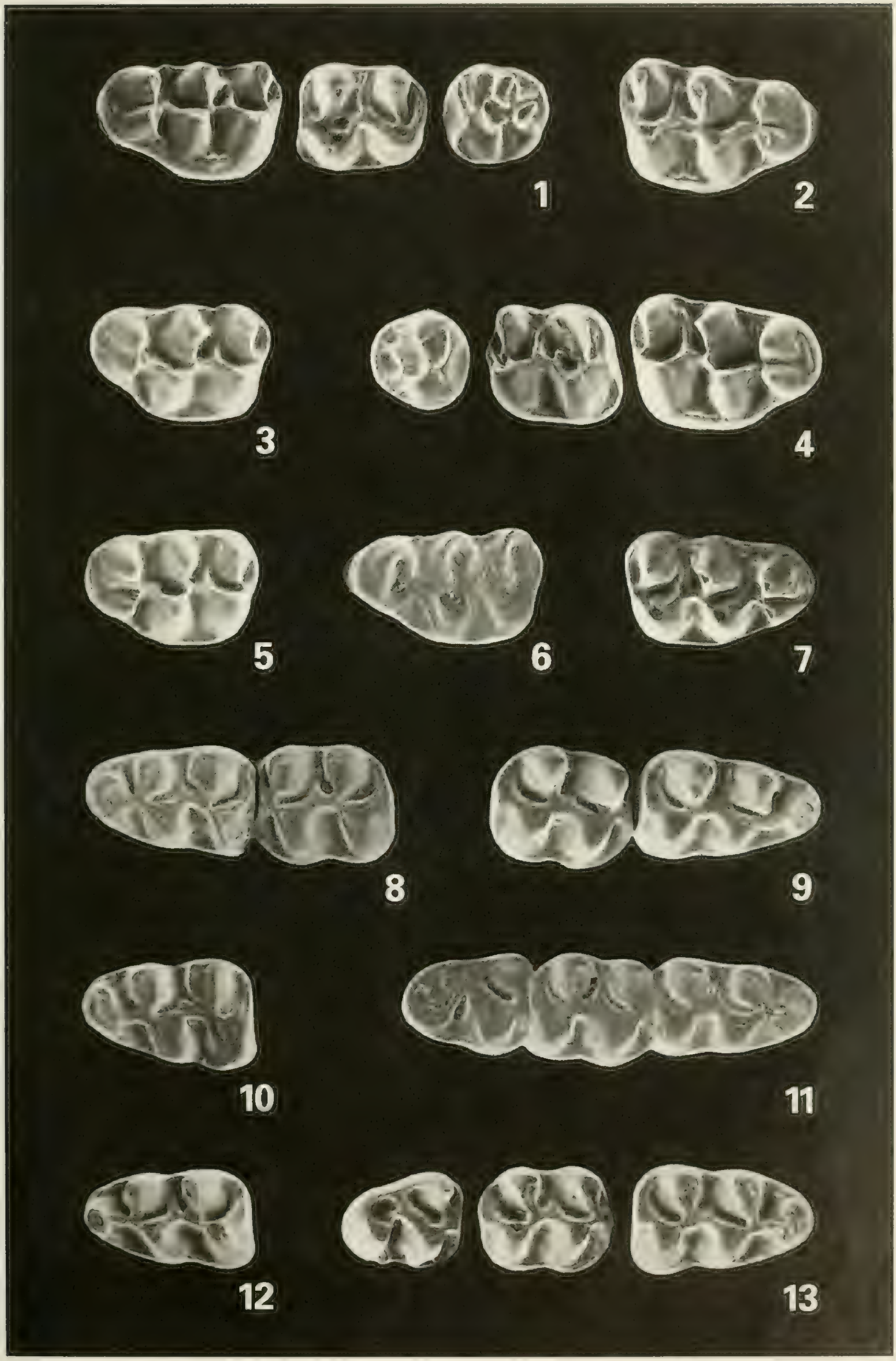
Fig. 9. M$_1$ + M$_2$ dext. (Mand.-Fragm.), occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46542/A5. – Ca. x20.

Fig. 10. M$_1$ sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46541/A6. – Ca. x20.

Fig. 11. M$_1$ – M$_3$ dext. (Mand.-Fragm.), occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46542/A4. – Ca. x20.

Fig. 12. M$_1$ sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46541/A7. – Ca. x20.

Fig. 13. Kompilierte Mandibular-Zahnreihe, occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf: M$_1$ dext., SMNS 46541/A8; M$_2$ dext., SMNS 46541/B10; M$_3$ dext., SMNS 46541/C9. – Ca. x20.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13

Tafel 6

Megacricetodon minor (Lartet)

Fig. 1. Kompilierte Maxillar-Zahnreihe, occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2: M^1 sin., SMNS 46540/D4; M^2 sin., SMNS 46540/E4; M^3 sin., SMNS 46540/F5. – Ca. x20.

Fig. 2. M^1 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46540/D5. – Ca. x20.

Fig. 3. M_1 – M_3 sin. (Mand.-Fragm.), occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46540/A1. – Ca. x20.

Fig. 4. M^1 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46540/D6. – Ca. x20.

Fig. 5. Kompilierte Mandibular-Zahnreihe, occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2: M_1 sin., SMNS 46540/A5; M_2 sin., SMNS 46540/B5; M_3 sin., SMNS 46540/C4. – Ca. x20.

Fig. 6. M_1 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46540/A6. – Ca. x20.

Megacricetodon lappi (Mein)

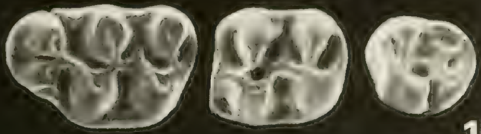
Fig. 7. M^1 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46543/D3. – Ca. x20.

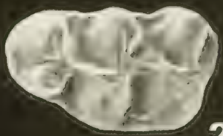
Fig. 8. M^1 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46543/D4. – Ca. x20.

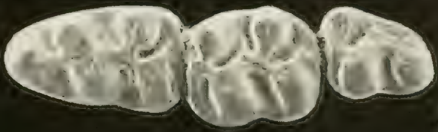
Fig. 9. M^3 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46543/F4. – Ca. x20.

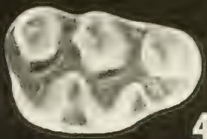
Fig. 10. M^1 + M^2 dext. (Max.-Fragm.), occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46543/DE7. – Ca. x20.

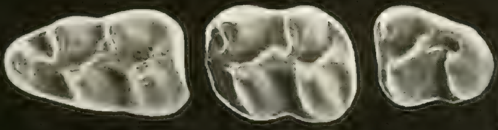
Fig. 11. M_1 + M_2 sin. (Mand.-Fragm.), occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46543/AB1. – Ca. x20.

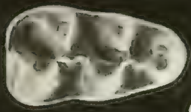

1

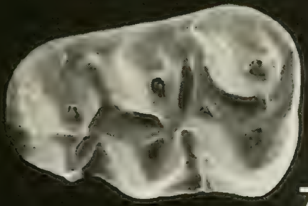

2

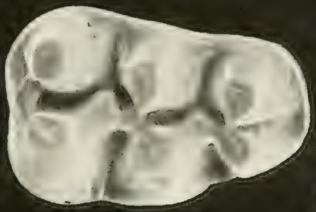

3

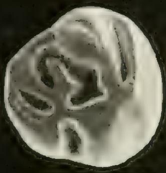

4

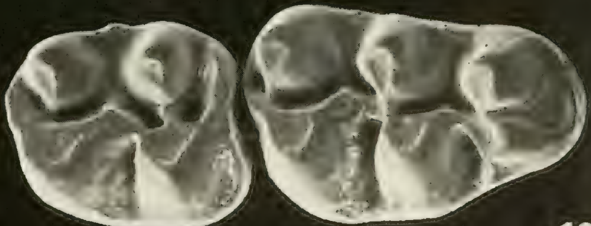

5

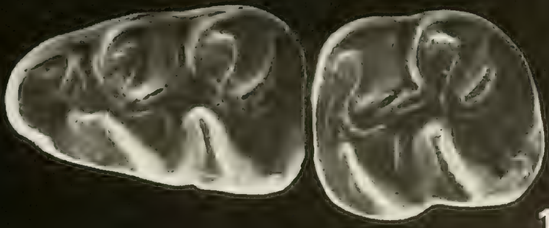

6


7


8


9


10


11

Tafel 7

Democricetodon gracilis FAHLBUSCH

Fig. 1. M^1 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46544/B3. – Ca. x20.

Fig. 2. M_1 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46544/A1. – Ca. x20.

Fig. 3. M_1 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46544/A3. – Ca. x20.

Democricetodon mutilus FAHLBUSCH

Fig. 4. M^1 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46545/D1. – Ca. x20.

Fig. 5. M^2 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46545/D2. – Ca. x20.

Fig. 6. M^1 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46546/A1. – Ca. x20.

Fig. 7. M_3 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46545/C3. – Ca. x20.

Fig. 8. M_1 + M_2 dext. Mand.-Fragm.), occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46545/AB5. – Ca. x20.

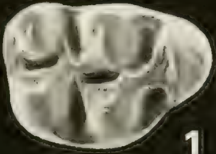
Fig. 9. M_1 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46545/A2. – Ca. x20.

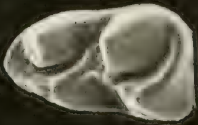
Fig. 10. M_3 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46545/C2. – Ca. x20.

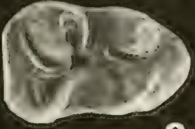
Fig. 11. M_2 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46545/B3. – Ca. x20.

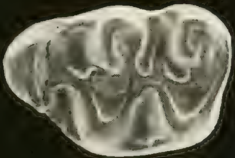
Eumyarion cf. *medius* (LARTET)

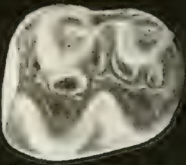
Fig. 12. Kompilierte Maxillar-Zahnreihe, occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf: M^1 sin., SMNS 46547/D2; M^2 sin., SMNS 46547/E2; M^3 sin., SMNS 46547/F2. – Ca. x20.

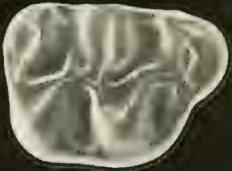

1

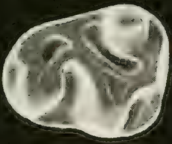

2

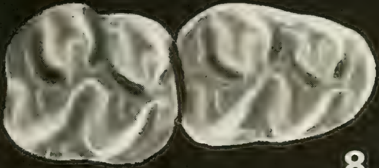

3

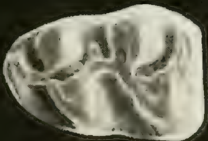

4

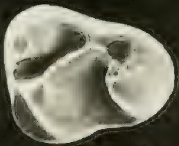

5

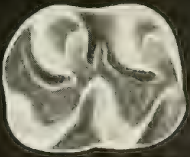

6

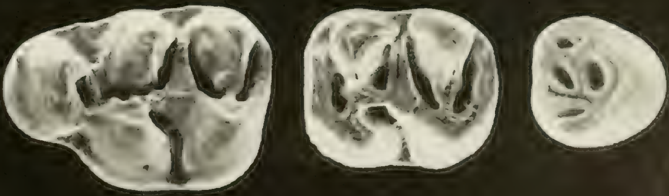

7


8


9


10


11


12

Tafel 8

Eumyarion cf. *medius* (Lartet)

Fig. 1. M_1 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46547/A1. – Ca. x20.

Fig. 2. M_1 sin. (Mand.-Fragm.), occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46548/A1. – Ca. x20.

Fig. 3. M_3 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46547/C3. – Ca. x20.

Fig. 4. Kompilierte Mandibular-Zahnreihe, occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf: M_1 dext. (Mand.-Fragm.), SMNS 46548/A2; M_2 dext., SMNS 46547/B3; M_3 dext., SMNS 46547/C4. – Ca. x20.

Eumyarion sp.

Fig. 5. M_1 dext., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46549. – Ca. x20.

Cricetodon aff. *meini* Freudenthal

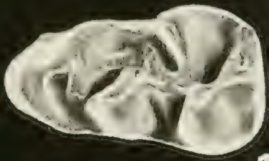
Fig. 6. M_1 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46550/B1. – Ca. x20.

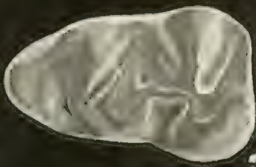
Fig. 7. M_1 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46550/A1. – Ca. x20.

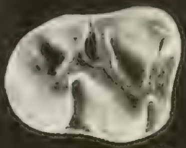
Fig. 8. M_2 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46550/A2. – Ca. x20.

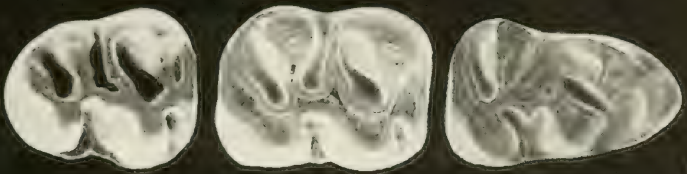
Fig. 9. M_1 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46551/A1. – Ca. x20.

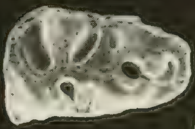
Fig. 10. M_2 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46551/B1. – Ca. x20.

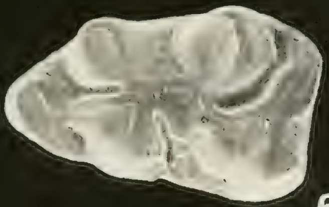

1

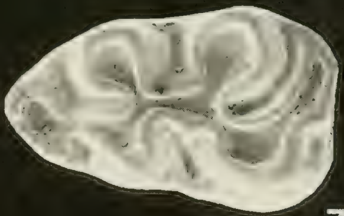

2

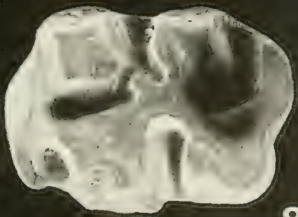

3

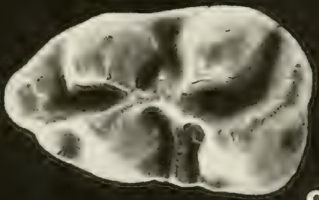

4

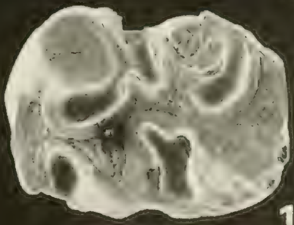

5


6


7


8


9


10

Tafel 9

Cricetodon aff. *meini* Freudenthal

Fig. 1. M^3 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46547/D2. – Ca. x20.

Cricetodon cf. *sansaniensis* Lartet

Fig. 2. M_2 sin., occlusale Ansicht, Bonlanden, SMNS 46552. – Ca. x20.

Prolagus oeningensis (König)

Fig. 3. P^3 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46554/A4. – Ca. x15.

Fig. 4. P^3 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46555/C1. – Ca. x15.

Fig. 5. D_3 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46555/A1. – Ca. x15.

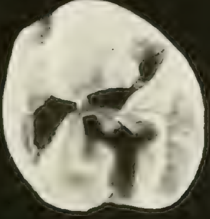
Fig. 6. D_3 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46555/A2. – Ca. x15.

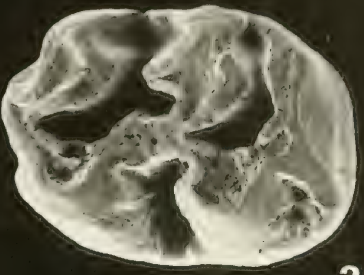
Fig. 7. P_3 sin., occluso-labiale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46555/A3. – Ca. x15.

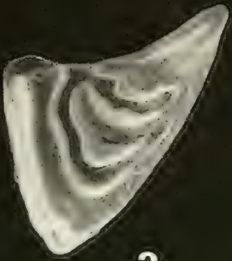
Fig. 8. P_3 sin., occluso-labiale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46555/A8. – Ca. x15.

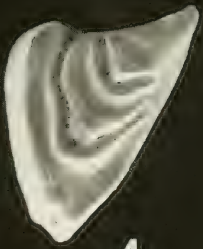
Fig. 9. P_3 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46555/A6. – Ca. x15.

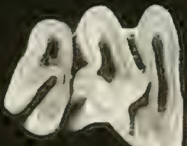
Fig. 10. P_3 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46555/A7. – Ca. x15.

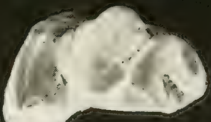

1

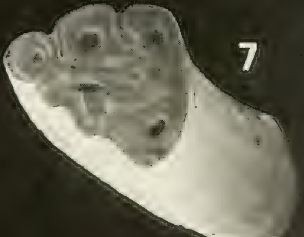

2

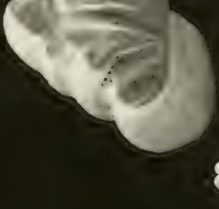

3

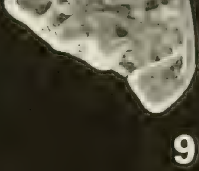

4

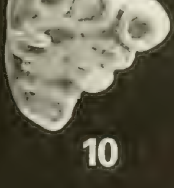

5


6


7


8


9


10

Tafel 10

Proputorius aff. *sansaniensis* Filhol

Fig. 1. Mand.-Fragm. sin. mit $P_3 – M_2$, a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, c: linguale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46558. – Ca. x1,5.

Prosansanosmilus sp. vel *Sansanosmilus* sp.

Fig. 2. C inf. sin., a: labiale Ansicht, b: linguale Ansicht, Tobel Oelhalde-Süd, SMNS 46562. – Ca. x1,5.

Trocharion albanense F. Major

Fig. 3. P^4 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46557. – Ca. x3.

Semigenetta sansaniensis (Lartet)

Fig. 4. Mand.-Fragm. sin. mit $P_1 – M_1$, a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46560. – Ca. x1.

Mustelidae indet.

Fig. 5. C inf. sin., labiale Ansicht, Edelbeuren-Schlachtberg, SMNS 46559. – Ca. x1,5.

Chalicotheriidae indet.

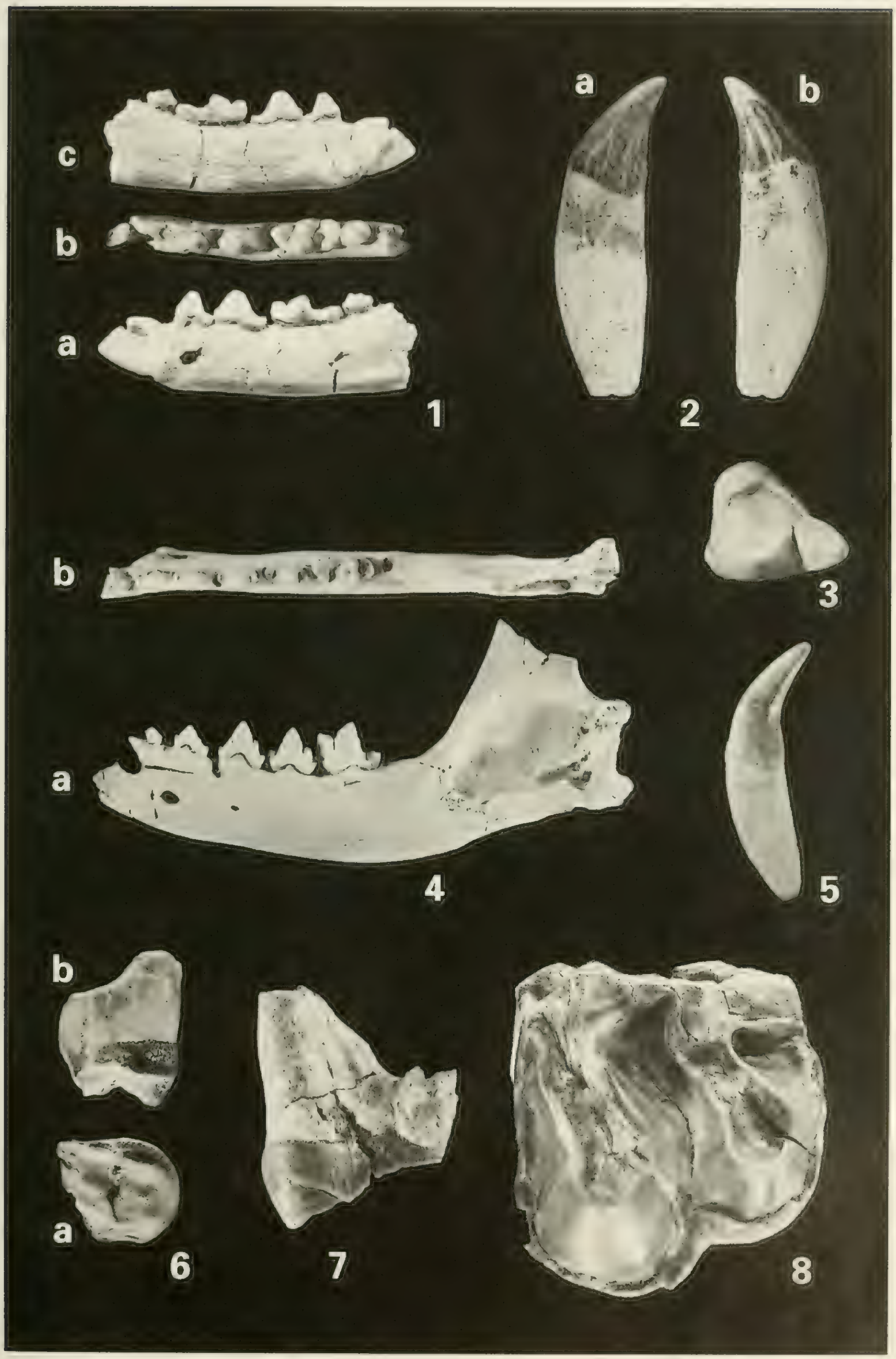
Fig. 6. $P^{3/4}$-Fragm. sin., a: occlusale Ansicht, b: posteriore Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46567. – Ca. x1.

Rhinocerotidae indet.

Fig. 7. $P^{?}/M^{?}$-Fragm. sin., anteriore Ansicht, Tobel Oelhalde-Süd, SMNS 46569. – Ca. x1.

Brachypotherium brachypus (Lartet)

Fig. 8. $M^{1/2}$ sin., occlusale Ansicht, Tobel Oelhalde-Nord 1, SMNS 46568. – Ca. x1.


c
b
a
1
a
b
2
3
b
a
4
5
b
a
6
7
8

Tafel 11

Cainotherium cf. *huerzeleri* Heizmann

Fig. 1. $M^{1/2/3}$ dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46581/A2. – Ca. x10.

Fig. 2. Mand.-Fragm. sin. mit P_3, a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht des P_3, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46581/A1. – Ca. x10.

Hyotherium cf. *soemmeringi* H. von Meyer

Fig. 3. C inf. sin. (männlich), linguale Ansicht, Edelbeuren-Schlachtberg, SMNS 46576. – Ca. x1.

Fig. 4. I_1 dext., linguale Ansicht, Edelbeuren-Schlachtberg, SMNS 46575. – Ca. x1.

Fig. 5. P_1 sin. / P^1 dext., labiale Ansicht, Edelbeuren-Schlachtberg, SMNS 46577. – Ca. x2.

Suidae indet.

Fig. 6. I^3 sin., linguale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46579. – Ca. x2.

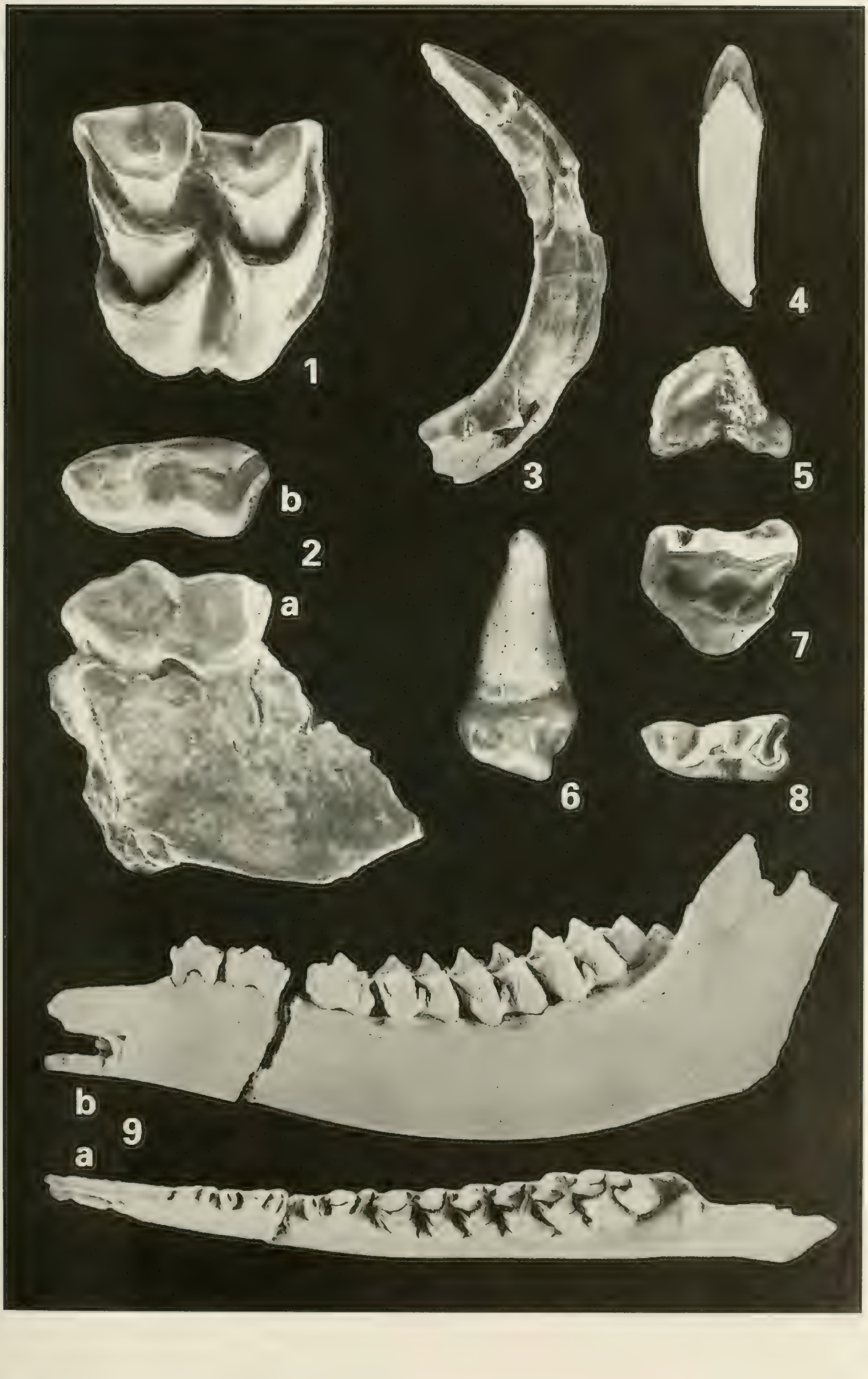
cf. *Micromeryx flourensianus* Lartet

Fig. 7. P^3 sin., occlusale Ansicht, Bonlanden, SMNS 46582. – Ca. x4.

cf. *Procervulus dichotomus* (Gervais)

Fig. 8. D_3 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46609. – Ca. x2.

Fig. 9. Mand.-Fragm. sin. mit $P_2 – M_3$, a: occlusale Ansicht, b: labiale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46600. – Ca. x1.


1
3
4
5
b
2
a
6
7
8
b
9
a

Tafel 12

cf. *Procervulus dichotomus* (GERVAIS)

Fig. 1. Mand.-Fragm. dext. mit P_3 – M_2, a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46601. – Ca. x1.

Heteroprox larteti (FILHOL)

Fig. 2. sinistraler Schädelfortsatz ohne Gabel und mit einem Teil des Frontale, a: anteriore Ansicht, b: laterale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46585. – Ca. x1.

Fig. 3. P^2 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46584. – Ca. x1.

Fig. 4. Max.-Fragm. sin. mit P^3 – P^4, occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46584. – Ca. x1.

Fig. 5. Max.-Fragm. sin. mit M^2 – M^3, occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46584. – Ca. x1.

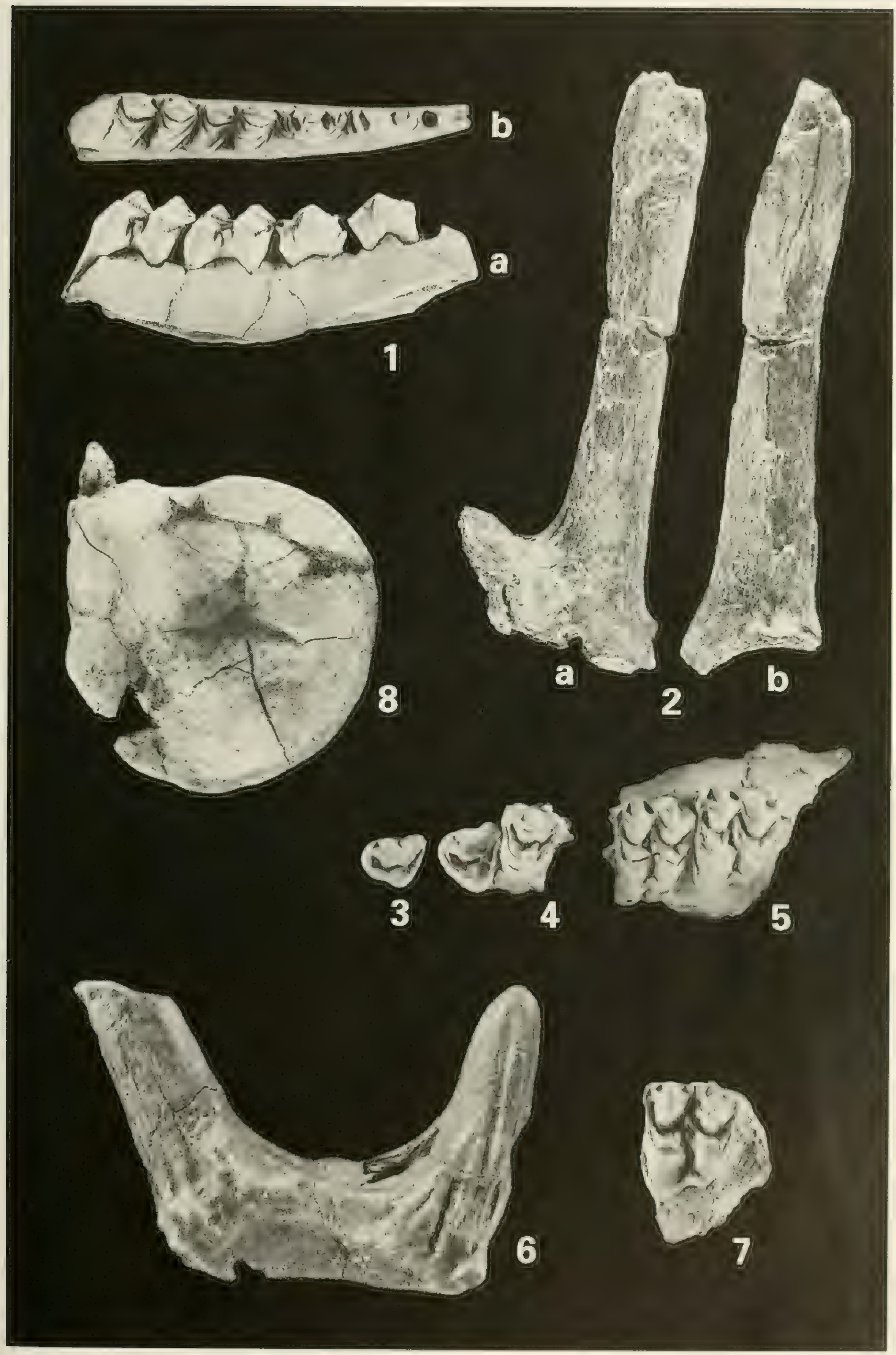
Dicrocerus elegans LARTET

Fig. 6. Geweihgabel (dextrales Abwurfstück), laterale Ansicht, Bonlanden, SMNS 46608. – Ca. x1.

Fig. 7. Max.-Fragm. sin. mit M^3 dext., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Schlachtberg, SMNS 46606. – Ca. x1.

Palaeomeryx sp.

Fig. 8. Scapula-Gelenk (Cavitas glenoidalis), distale Ansicht, Edelbeuren-Schlachtberg, SMNS 46616. – Ca. x1.


b
a
1
8
a
2
b
3
4
5
6
7

Tafel 13

Dorcatherium guntianum H. von Meyer

Fig. 1. Max.-Fragm. sin. mit $D^4 - M^2$, occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46632. – Ca. x1.

Fig. 2. P^2 sin., occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46634/A2. – Ca. x2.

Fig. 3. Max.-Fragm. dext. mit $P^3 - M^3$, occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46631. – Ca. x1.

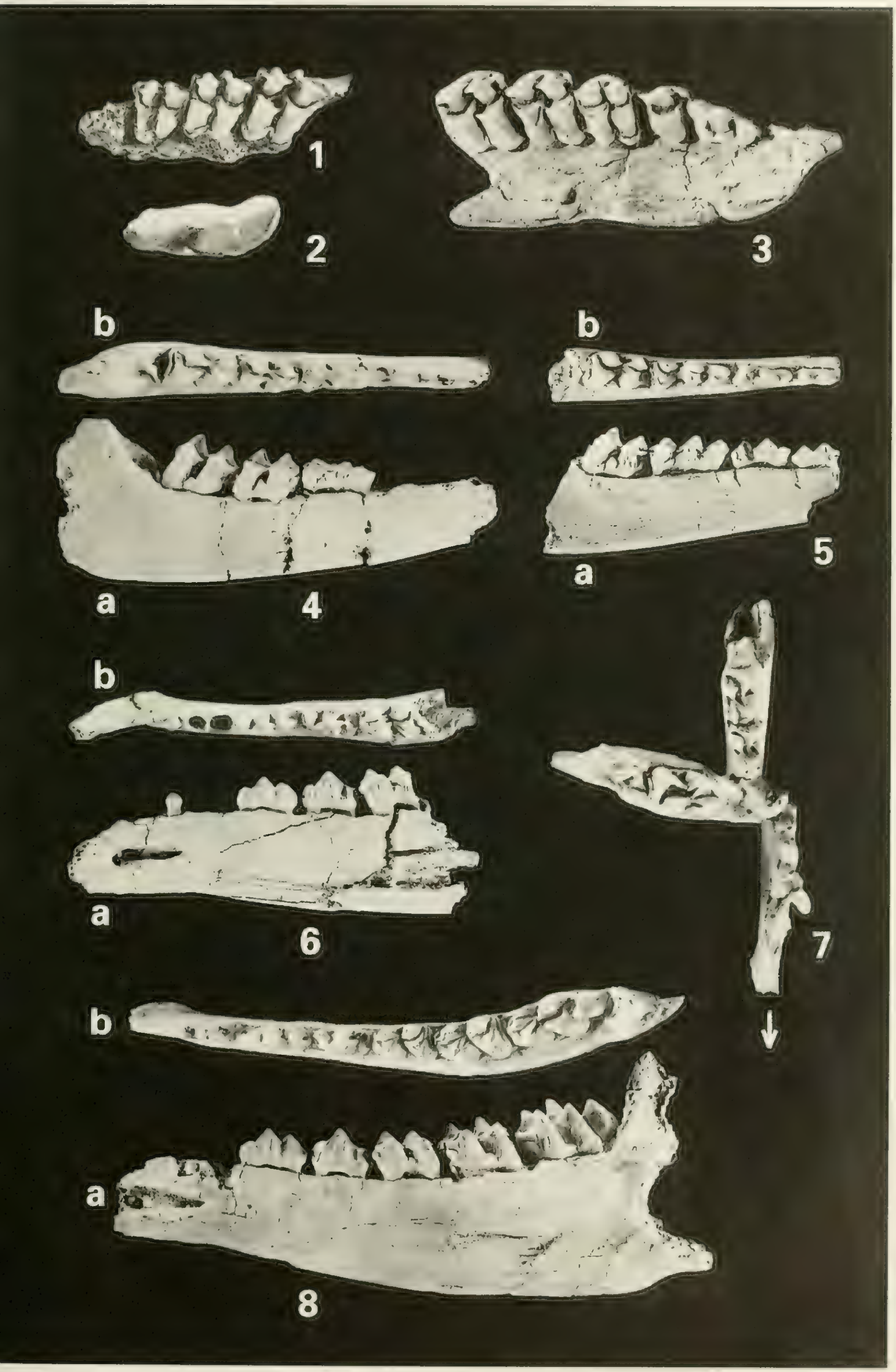
Fig. 4. Mand.-Fragm. dext. mit $D_4 - M_2$ (+ M_3-Keim), a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46627. – Ca. x1.

Fig. 5. Mand.-Fragm. dext. mit $D_2 - M_1$, a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46626. – Ca. x1.

Fig. 6. Mand.-Fragm. sin. mit $P_1 + P_3 - M_1$, a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46624. – Ca. x1.

Fig. 7. Mand.-Fragm. sin. mit $D_2 - M_2$ (+ M_3-Keim) – in Fundlage präpariert, occlusale Ansicht (Pfeilrichtung: senkrecht zur unteren Fundschichtgrenze), Wannenwaldtobel 2, SMNS 46630. – Ca. x1.

Fig. 8. Mand.-Fragm. sin. mit $P_3 - M_3$, a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Wannenwaldtobel 2, SMNS 46619. – Ca. x1.


1
2
3
b
b
a
4
5
a
b
a
6
7
↓
b
a
8

Tafel 14

Dorcatherium guntianum H. von Meyer

Fig. 1. Mand.-Fragm. dext. mit $D_3 + D_4$, a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46645. – Ca. x1.

Fig. 2. Oberschädel-Fragm. (Frontale und Teil des Parietale sin.), laterale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46647. – Ca. x1.

Fig. 3. Mand.-Fragm. sin. mit $P_2 – M_3$, a: occlusale Ansicht, b: labiale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46644. – Ca. x1.

Fig. 4. D^2 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46646/B0. – Ca. x2.

Fig. 5. D^3 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46646/B1. – Ca. x2.

Fig. 6. D^4 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 46646/B2. – Ca. x2.

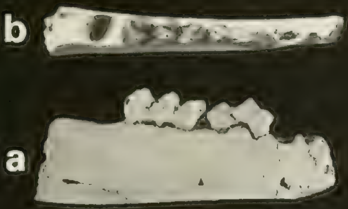
Fig. 7. M^3 sin., occlusale Ansicht, Tobel Oelhalde-Süd, SMNS 46638. – Ca. x2.

Fig. 8. Mand.-Fragm. dext. mit $D_4 + M_1$, a: labiale Ansicht, b: occlusale Ansicht, Edelbeuren-Schlachtberg, SMNS 46641. – Ca. x1.

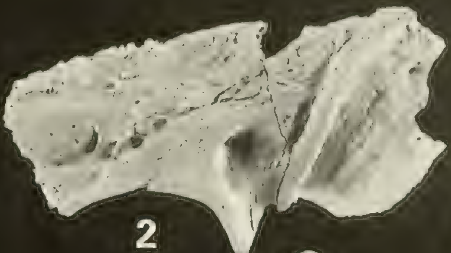
Dorcatherium cf. *crassum* (Lartet)

Fig. 9. P^3 dext., occlusale Ansicht, Bonlanden, SMNS 46655/E1. – Ca. x2.

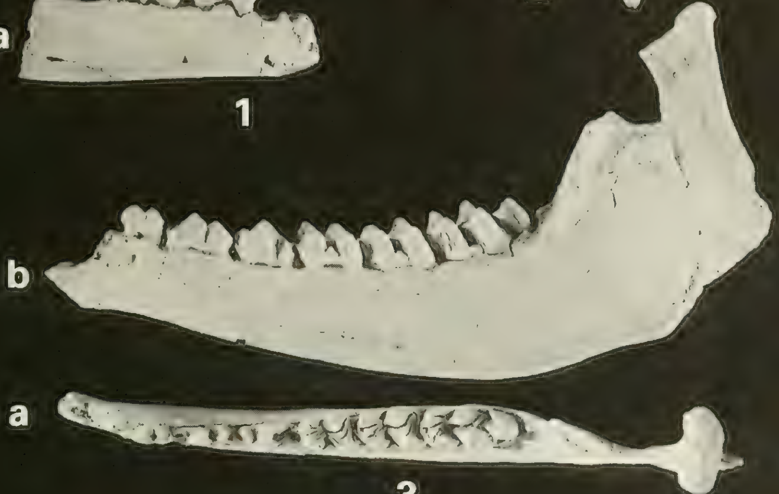
Fig. 10. $M^?$ dext. (fragm.), occlusale Ansicht, Bonlanden, SMNS 46655/E2. – Ca. x2.



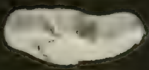
1



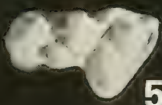
2



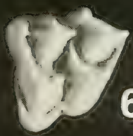
3



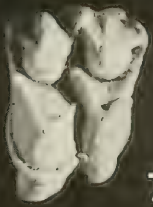
4



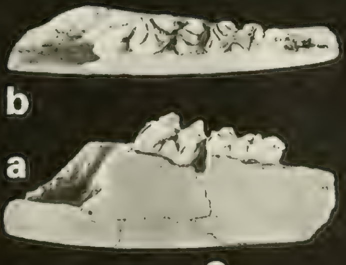
5



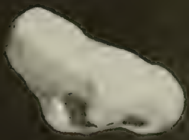
6



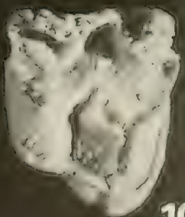
7



8



9



10

Tafel 15

Miotragocerus sp.

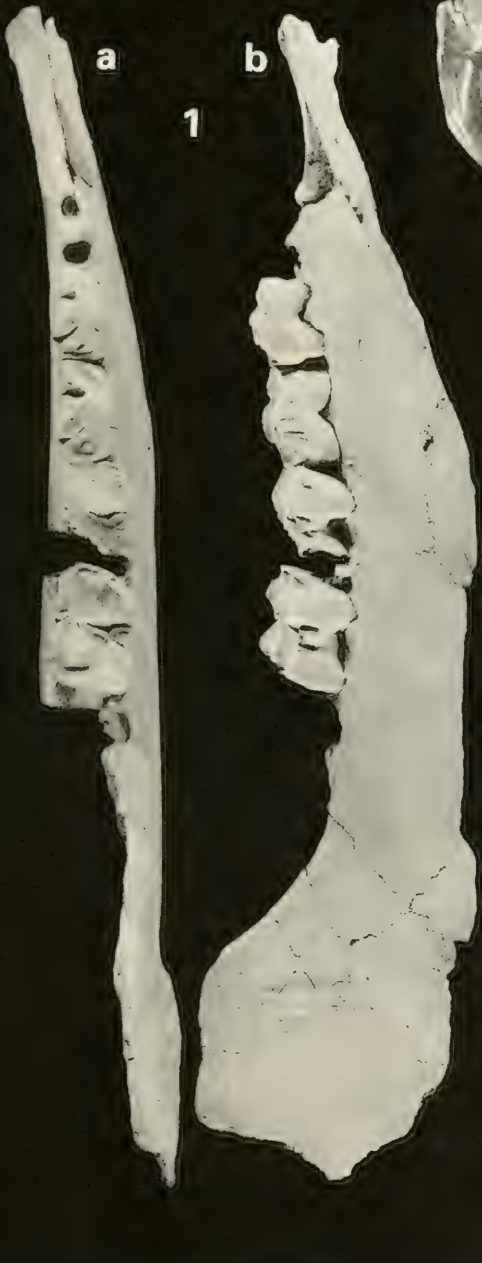
Fig. 1. Mand.-Fragm. dext. mit P_3 – M_2, a: occlusale Ansicht, b: labiale Ansicht, Tobel Oelhalde-Süd, SMNS 46656. – Ca. x1.

Gomphotherium angustidens (CUVIER)

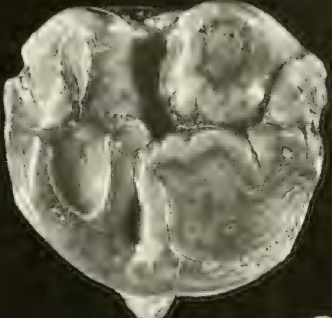
Fig. 2. P^4 sin., occlusale Ansicht, Edelbeuren-Maurerkopf, SMNS 8957. – Ca. x1.

Proboscidea indet.

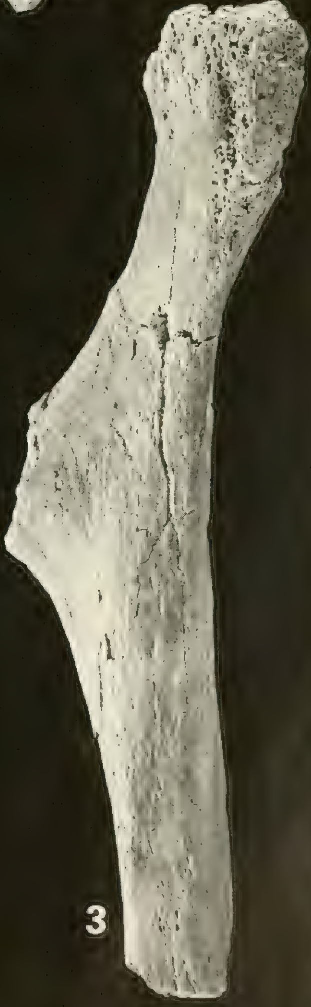
Fig. 3. Stylohyoid-Fragm. sin., laterale Ansicht, Tobel Oelhalde-Süd, SMNS 46676. – Ca. x1.



1



2



3

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 277	49 pp., 13 figs., 32 tabs.	Stuttgart, 30. 11. 1999

E
S937
NH

SMITHSONIAN
MAR 30 2000
LIBRARIES

The Upper Pleistocene mammalian fauna from the Große Grotte near Blaubeuren (southwestern Germany)

By Jaco Weinstock, Stuttgart

With 13 figs., 32 tabs.

Abstract

The fauna from the Große Grotte, a cave site in the Blau valley (southwestern Germany) is presented. Quantitatively, *Ursus spelaeus* is by far the main component. Its remains represent individuals – mostly juveniles – which died in the cave during hibernation. The cave was also used by other carnivores as well as by neanderthals. A relatively large proportion of the bones shows gnawing marks, whereas not a single butchering mark was recorded. Thus, the relative contribution of hominids to the accumulation of the carnivores and herbivore remains seems to have been limited at best. In any event, this fauna cannot be used to explore the subsistence practices of Middle Palaeolithic hominids. According to the micro- and macrofaunal remains, at least the upper layers (IV–II) were deposited under a cold spell within the first half of the Wuermian Glacial.

Zusammenfassung

Die Fauna von der Großen Grotte im Blautal (Baden-Württemberg, Südwestdeutschland) wird vorgestellt. Sie besteht hauptsächlich aus Resten von *Ursus spelaeus*. Die Individuen dieser Art – meistens Jungtiere – sind während des Winterschlafs gestorben. Die Höhle wurde auch von anderen Carnivoren und von Menschen genutzt. Ein relativ großer Anteil der Knochenfragmente zeigt Fraßspuren; Schnitt- bzw. Schlagspuren wurden dagegen nicht beobachtet. Der Beitrag des Menschen bei der Akkumulation der Faunenreste scheint also zumindest sehr gering gewesen zu sein. Die Fauna aus der Großen Grotte darf nicht in Betracht gezogen werden bei Untersuchungen der Ökonomie mittelpaläolithischer Hominiden. Nach der Säugerfauna stammen mindestens die oberen Schichten der Höhle (II–IV) aus einer Kaltphase in der ersten Hälfte des Würm-Glazials.

Contents

1. Introduction 2
2. Description of the material 4
    Lepus cf. *timidus* LINNAEUS 1758 4
    Canis lupus LINNAEUS 1758 6
    Vulpes vulpes (LINNAEUS 1758) 7

Alopex lagopus (LINNAEUS 1758) 7
Ursus spelaeus ROSENMÜLLER & HEINROTH 1793 10
Mustela putorius LINNAEUS 1758 vel *eversmanni* LESSON 1827 22
Martes martes LINNAEUS 1758 23
Crocuta crocuta spelaea (GOLDFUSS 1823) 24
Panthera leo spelaea (GOLDFUSS 1810) 25
Felis silvestris SCHREBER 1777 26
Mammuthus primigenius (BLUMENBACH 1799) 26
Equus germanicus NEHRING 1884 26
Coelodonta antiquitatis (BLUMENBACH 1807) 27
Cervus elaphus LINNAEUS 1758 28
Rangifer tarandus LINNAEUS 1758 28
Capra ibex LINNAEUS 1758 28
Rupicapra rupicapra LINNAEUS 1758 33
3. Small mammals remains, biostratigraphy and palaeoecology 34
4. Taphonomical considerations 36
5. Conclusions 40
6. References 41
Plates 44

1. Introduction

The site. – The Große Grotte*) is a cave site situated on the east side of the Blau valley, at 580 m above sea level, i.e. 76 m above the valley floor. At the beginning of the Würm glaciation, however, the valley floor was a further 25–30 m below the present level (WAGNER 1983: 14). The cave entrance faces westwards; it is 25 m wide and 18 m high. As one moves inwards, the cave becomes much narrower and lower, at its rear end it reaches only 3 m in height (WAGNER 1983: 15). However, during the Palaeolithic, the Große Grotte must have had a narrower entrance than nowadays, permitting the formation of a microclimate inside the cave. This is suggested by the investigation of the phosphate contents of the sediments (WAGNER 1983: 17).

Previous work. – Excavations at the Große Grotte were carried out by G. RIEK in three seasons between August 1960 and April 1964. RIEK himself published only a short note on preliminary results of the dig (1962: 199ff.). The results were finally published in a monograph by E. WAGNER (WAGNER 1983: 11 ff.). RIEK distinguished twelve Palaeolithic layers (II–XIII). Based on sedimentological and typological grounds, layers XIII–XII – and perhaps also XI – were referred to the Eemian interglacial, whereas layers IX–II were assigned to the first half of the last glacial. The uppermost layer (I) contained numerous fragments of wood charcoal which are obviously a product of much more recent (postmedieval) fires (WAGNER 1983: 21).

Technotypologically, WAGNER assigns the lithic material of layer XI to a late Acheulean with Levallois technique and the quantitatively poor industry of layer IX to the late Micoquian; the lithic material from layers III–VIII was classified as Mousterian with Levallois-technique, and layer II – the richest in lithic material (ca. 450 tools + 600 débitage) – to a younger Mousterian with bifacial points (Blattspitzen).

Aim of the present paper. – WAGNER devoted a chapter of his monograph to the study of the fauna (1983: 69ff.). There are, however, a number of reasons which in the present author's opinion make a revaluation of the material desirable. To begin with, Wagner's report was certainly not intended to be more than a preliminary study. During an inventory of the material stored at the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS), it became apparent that, in his report, Wagner only considered part of the faunal material. He lists 588 identified bones (excluding microfauna), whereas during the new analysis more than 1100 fragments were identified to the species or genus level (Tab. 1). It is significant that some of the newly identified fragments established the presence of some species not mentioned by Wagner. Other fragments contribute important taphonomical information which leads to a different interpretation of the fauna than that proposed by him (Wagner 1983: 77ff.). Since the faunal report in the original publication has been used to support certain models of the economic behaviour of neanderthals (e.g., Webb 1988: 90), a complete and accurate description of the fauna is important.

---

*) To be read: Grosse Grotte.

Additionally, the original study did not include osteometrical data; this type of information, however, is very valuable since, in some cases, it allows the separation of bones from morphologically similar taxa – such as the arctic fox (*Alopex lagopus*) and the red fox (*Vulpes vulpes*) – and can contribute to the gender determination of dimorphic species.

With the exception of layer X, animal bones were recovered from all of the Palaeolithic layers. Most of the faunal material comes from layers II, III and V – the most substantial, with maximal depths of 1.70 m, 0.50 m, and 1.40 m respectively – whereas in layers XIII, XII only a handful of bones were present. According to wagner (1983: 69) the only bone fragments recovered from layers XIII and XII were two cave bear teeth and two fox (*Vulpes* vel *Alopex*) metapodials respectively. Regrettably, these fragments are not found anymore in the collection stored at the SMNS. Also missing from the material stored at the Museum are the mandibles of *Bos/Bison* (layer II) and an M_1 of *Crocuta* (layer XI) (see below) listed by Wagner (1983: 69ff.). The reason for the absence of these fragments is unknown. A mandible of *Cervus* from layer II was not available for study since it was sent to Oxford for AMS-dating (J. Waiblinger, pers. comm.; see below).

It is important to mention that, in addition to the mammalian remains, over 100 bones of birds were recovered during the excavations. These specimens were examined and identified by H. Pieper (Kiel) in 1985–86 (Tab. 32), but no report has yet been prepared.

Method. – This study is mainly concerned with the large mammal fauna. Remains of small rodents are scarce and were not systematically collected. Thus, they will be dealt with only briefly in a separate section discussing the biostratigraphical position of the site and the palaeoecology of its surroundings.

While the deposits in the Große Grotte may span a large fraction of the Middle Palaeolithic, the number of faunal specimens is relatively small, and for most practical purposes they do not warrant a meaningful separate analysis of each layer. Moreover, there are some indications that faunal material from different layers was mixed during the excavations or immediately afterwards. For example, the left half of an *Ursus* mandible (SMNS 34078.58, new break in diastema area) was assigned to layer II, while the right half (SMNS 34110.141) was marked as coming from layer V. More difficult to interpret is the fact that a left paw of a bear found in layer III seems to belong to the same individual as a right-side paw determined as coming from layer XI (see description below). Thus, under these circumstances, it is justified to regard the material as a single complex.

Each identified fragment was individually weighted. This information enables the comparison of the relative representation of the remains of the different species within a site or between sites regardless of their degree of fragmentation (UERPMANN 1972: 13). Unidentified fragments were separated into size categories; all fragments in each category were then weighted together.

Bones and teeth were measured to the nearest 0.1 mm following the definitions of VON DEN DRIESCH (1976).

Tab. 1. Large mammal remains recovered from the Große Grotte; number of identified specimens (NISP) and weight (g).

Species	NISP	NISP (%)	weight (g)	weight (%)
Lepus cf. *timidus*	35	2,0	50.2	0.2
Canis lupus	9	0,8	27.8	0.1
Alopex lagopus	2	0,2	7.3	0.0
Vulpes vulpes	8	0,7	31.8	0.2
Vulpes vel *Alopex*	6	0,5	9.2	0.0
Mustela putorius vel *eversmanni*	1	0,1	0.8	0.0
Martes martes	1	0,1	2.7	0.0
Crocuta crocuta spelaea	1	0,1	12.0	0.1
Felis silvestris	1	0,1	1.0	0.0
Panthera leo spelaea	3	0,3	38.7	0.2
Ursus spelaeus	857	73,2	16705.1	80.6
Mammuthus primigenius	2	0,2	196.0	0.9
Equus germanicus	9	0,8	215.3	1.0
Coelodonta antiquitatis	1	0,1	67.0	0.3
Cervus elaphus	3	0,3	428.0	2.1
Rangifer tarandus	50	4,3	467.2	2.3
Cervidae indet.	2	0,2	4.0	0.0
Rupicapra rupicapra	5	0,4	22.0	0.1
Capra ibex	114	9,7	2065.2	10.0
Caprinae indet.	1	0,1	2.9	0.0
Artiodactyla indet.	54	4,6	304.2	1.5
TOTAL	1165	100	20729	100

Acknowledgements

Thanks are due to Dr. G. BLOOS, Dipl. Biol. B. DECHERT, Dr. S. MÜNZEL, Dr. R. ZIEGLER, and TH. RATHGEBER for critically reading the manuscript. J. WAIBLINGER made important comments on various archaeological aspects of the site.

I would also like to thank Prof. H.-P. UERPMANN for discussion on the pathologies in some ibex specimens.

The photos were taken by Mrs. R. HARLING, for which I am indebted.

2. Description of the material

Family Leporidae GRAY 1821

Genus *Lepus* LINNAEUS 1758

Lepus cf. *timidus* LINNAEUS 1758

Material: SMNS 34077.1–9, 34083.1–9, 34097.1–5, 34104.1–6, 34116.1–4, 34121.1, 34126.1–2

Two species of hare are known from Upper Pleistocene deposits in Central Europe: the arctic hare (*Lepus timidus*) and the brown hare (*L. europaeus*). While morphological differences in their skull, mandible, and teeth exist (Koby 1959: 39ff.), no reliable differences have been reported for the postcranial skeleton. However, since *L. europaeus* is generally larger than *L. timidus*, body size can serve as a useful criterion.

A total of 35 hare bones were recovered, all from the upper layers (II–VII); *Lepus* was absent from other layers in which faunal remains were present (VIII, IX, and XI).

All specimens come from the postcranial skeleton (Tab. 2). The osteometrical data indicates that the specimens belong to *Lepus timidus* (Tab. 3).

Tab. 2. *Lepus* cf. *timidus*; skeletal distribution.

skeletal element	NISP
scapula	7
humerus	5
ulna	2
metacarpal II	2
pelvis	5
femur	1
calcaneus	2
astragalus	1
metatarsal II	1
metatarsal III	1
metatarsal V	1
lumbar vertebra	5
ribs	2
total	35

Tab. 3. *Lepus* cf. *timidus*; measurements of postcranial bones (in mm)

scapula

layer	SLC	GLP	LG	BG
II	8.2	(14.5)	13.5	12.5
II	7.7	14.4	12.8	12.5
III	–	12.8	–	11.4
V	7.9	12.8	–	11.6
V	(7.3)	13.1	12.4	–

humerus

layer	Bd	Dp
II	–	20.5
V	13.1	–

ulna

layer	BPC	DPA	SDO
II	8.6	12.1	11.0

pelvis

layer	LA
II	12.1
VI	(11.5)

calcaneus

layer	GL	GB
II	31.0	12.8

astragalus

layer	GL
II	16.8

metatarsal V

layer	SD	Bd	Dd	GL
VII	3.4	5.3	4.5	50.8

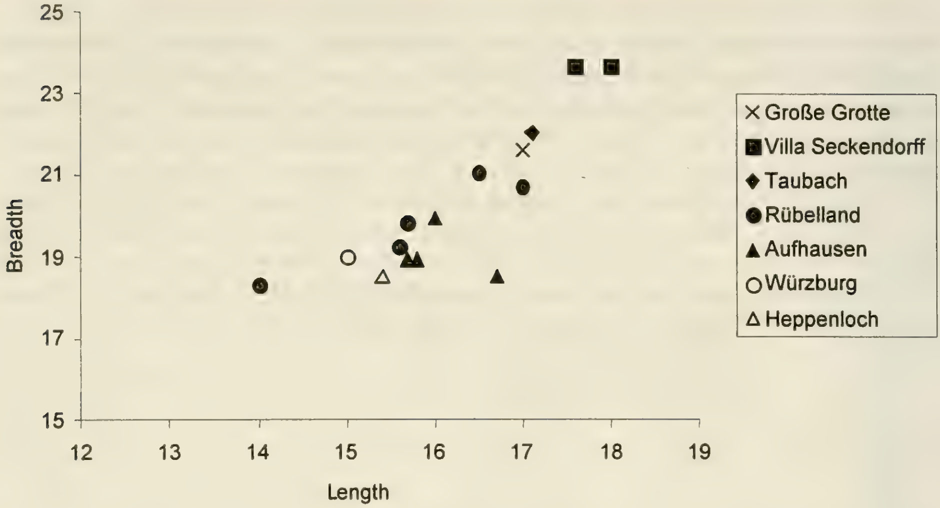


Fig. 1. Pleistocene wolves; M^1 length/breadth. Black symbols = Upper Pleistocene (*Canis lupus* L.); white symbols = Middle Pleistocene (*C. l. mosbachensis*). (Data from: Adam 1975; Hemmer 1977; Schütt 1969; Schütt 1974; Ziegler 1996).

Family Canidae Gray 1821

Genus *Canis* Linnaeus 1758

Canis lupus Linnaeus 1758

Material: SMNS 34103.1–3, 34118.1–2, 34129.1, 34138.1, 34143.1, 34147.1

A total of nine fragments from the wolf, *Canis lupus*, were recorded from the site. They are distributed over six different layers (Tab. 4). Only two of the fragments could be measured: a M^1 and a 1st phalanx (Tab. 5). The measurements of the M^1 fall in the mid-upper range of Late Pleistocene wolves, and are comparable to those from the travertine of Taubach near Weimar. It is, however, much larger than those of the Middle Pleistocene wolves from southern Germany, which are assigned to a different subspecies, *Canis lupus mosbachensis* (Fig. 1). The size of the 1st phalanx is more difficult to evaluate since, as is very often the case, it is impossible to identify

Tab. 4. *Canis lupus*; distribution of the fragments among the different layers.

skeletal element	Layer
sternum	II
phalanx III	II
phalanx I	IV
phalanx III	IV
M^1, dext.	IV
cervical vertebra	V
os tarsale quartum, dext.	VII
caudal vertebra	IX
ulna, sin.	XI

the digit to which it belongs (Boessneck & von den Driesch 1973: 15). The remaining fragments, while not measurable, reinforce the impression of a medium to large size for the wolves of the Große Grotte.

Tab. 5. *Canis lupus*; measurements of skeletal elements.

skeletal element / layer	measurement (mm)
M^1, dext / IV	L: 17.0 B: 21.6
phalanx I / IV	Bp: 11.5 SD: 6.6 Bd: (9.5) GL: 35.0 Dp: 10.7 Dd: 4.8

Genus *Vulpes* Frisch 1775

Vulpes vulpes (Linnaeus 1758)
and
Genus *Alopex* Kaup 1829

Alopex lagopus (Linnaeus 1758)

Material: SMNS 34078.1–2, 34079.1–6, 34080.1, 34105.1, 34115.1, 34117.1–2, 34127.1, 34136.1, 34141.1

The present geographic distributions of the arctic fox (*Alopex lagopus*) and the red fox (*Vulpes vulpes*) overlap only slightly. Nevertheless both species occur together in several Pleistocene assemblages of central Europe (see e.g., Boessneck & von den Driesch 1973: 15ff.; Lehmann 1954: 49ff.; Musil 1965: 28ff.). Lehmann explains this fact (1954: 49) with the notion that during these times the ecological preferences of both species were more similar than they are at present, i.e., that *Alopex* was not an exclusive inhabitant of the tundra/steppe. In the opinion of the present author, a

Tab. 6. *Vulpes vulpes* (*V*) and *Alopex lagopus* (*A*); measurements of postcranial bones.

humerus

layer	Bd	BT	
V	22.8	15.1	*V*

ulna

layer	BPC	TPA	SDO	GL	
XI	8.9	15.0	12.4	131.0	*V*

radius

layer	Bp	SD	Bd	GL	
VII	11.1	7.6	14.4	111.7	*V*
II		8.0	15.8		*V*

metacarpal II

layer	SD	Bd	Dd	GL	
II	3.6	5.2	4.8	44.7	*V*

metacarpal III

layer	SD	Bd	Dd	GL	
II	3.2	5.0	5.1	50.3	*V*

metacarpal V

layer	SD	Bd	Dd	GL	
IV	5.1	–	–	44.0	*V*

tibia

layer	SD	Bd	Dd	GL	
II	9.5	17.4	12.1	–	*V*
II	7.0	12.9	9.1	(114.2)	*A*

metatarsal IV

layer	Bp	SD	Bd	Dd	GL	
II	4.5	3.4	5.2	4.9	39.3	*A*

more probable explanation for the occurrence of both species is simply, that biotopes which permitted the sympatry of *Vulpes* and *Alopex* during the Pleistocene are non-existent today.

Although very different in their external appearance, the identification of the bone remains of *Alopex* and *Vulpes* can be problematic, especially when dealing with young individuals and/or with fragmentary material (Boessneck & von den Driesch 1973: 16). Morphological differences between the teeth of both taxa have been described by Hagmann (1899: 29). Elements of the postcranial skeleton, however, can only be separated by the relative slenderness and smaller size of *Alopex* bones (Boessneck & von den Driesch 1973: 16). For the present study the measurements of fox bones are compared to those of early Wuermian sites of Villa Seckendorff near Stuttgart (Ziegler 1996), the Aurignacian-Magdalenian foxes from the Brillenhöhle near Blaubeuren (Boessneck & von den Driesch 1973: 16ff.), and three recent skeletons of *Alopex lagopus* from Banks Island, Canada (Comparative collection of the Institute of Prehistory and Early History, Tübingen University, No. CN78, CN79, and CN41).

A total of 16 bones of foxes were identified; they come from layers II (n=9), V (n=3), IV, VII, IX and XI (n=1 each). Osteometrical data were recorded from ten of the bones (Tab. 6). According to these measurements, eight fragments belong to *Vulpes* and two, both from layer II, are those of *Alopex*. The remaining pieces – ribs, vertebrae and a humerus with the epiphyses not yet fused – could not be unambiguously assigned to any of both species.

The small number of measurements do not give much information on the size of either red or arctic fox in southern Germany during the Middle Palaeolithic. Nevertheless, concerning the red fox it is clear that both large as well as small individuals are present at the Große Grotte (Figs. 2–4). This variability could be due to the presence of both males and females in the assemblage.

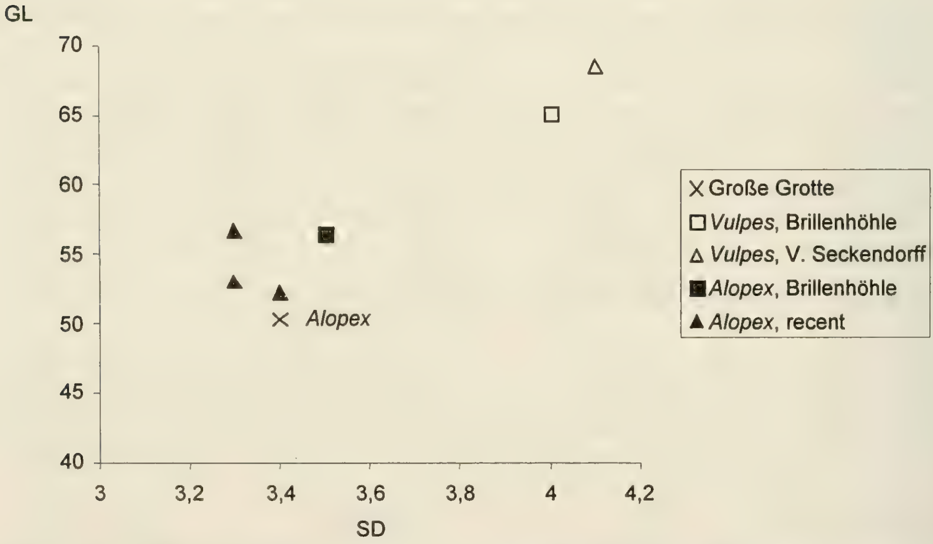


Fig. 2. *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*; metatarsal IV, smallest breadth of diaphysis/greatest length. (Data from: Boessneck & von den Driesch 1973; Ziegler 1996).

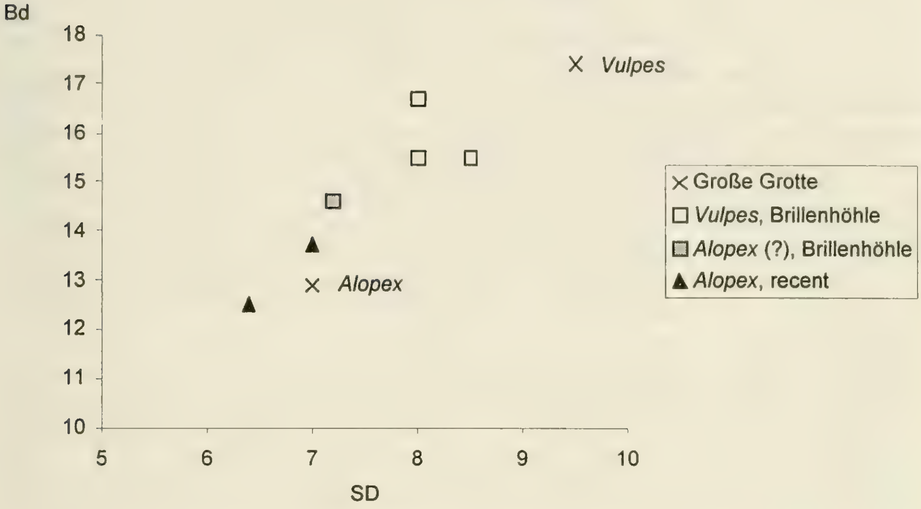


Fig. 3. *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*; tibia, smallest breadth of diaphysis/distal breadth. (Brillenhöhle: BOESSNECK & VON DEN DRIESCH 1973).

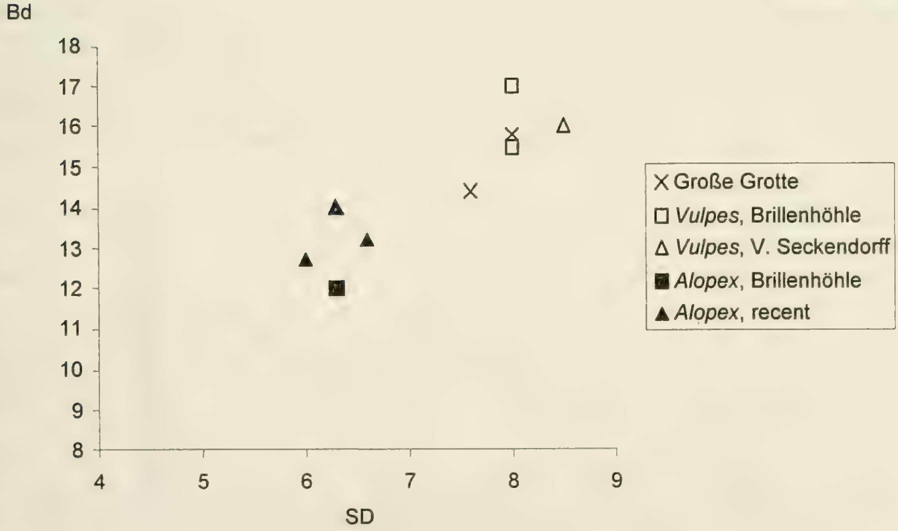


Fig. 4. *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*; radius, smallest breadth of diaphysis / greatest distal breadth. (Brillenhöhle: BOESSNECK & VON DEN DRIESCH 1973; Villa Seckendorff: ZIEGLER 1996).

Family Ursidae Gray 1825

Genus *Ursus* Linnaeus 1758

Ursus spelaeus Rosenmüller & Heinroth 1793

Material: SMNS 34070.1–281, 34090.1–109, 34100.1–23, 34110.1–233, 34119.1–11, 34123.1–119, 34131.1–8, 34139.1–19.

Both the cave bear *Ursus spelaeus* and the brown bear *Ursus arctos* occur, sometimes together, in Upper Pleistocene deposits in central Europe, e.g. in Villa Seckendorff (Ziegler 1996: 10ff.) and Brillenhöhle (Boessneck & von den Driesch 1973: 18). In most instances, it is possible to identify the bear remains to the species level. The skull, mandible, and teeth of both species show size as well as morphological differences (see e.g., Ehrenberg 1931: 537ff.; Kurtén 1959: 89; 1976: 19ff.; Rode 1935: 114ff.). The morphology of the upper and lower teeth found at the site show spelaeoid characteristics: For example, the M^1 are angular and relatively narrow, with an anterior lobe broader than the posterior one. The M_2 are also relatively narrow and show a marked constriction between the anterior and the posterior lobes, which Kurtén (1959: 89) sees as diagnostic characters of *U. spelaeus*. A single M_2, still in a mandible (SMNS 34070.1), shows a rather arctoid form. The specimen is moderately worn, so the exact architecture of its occlusal surface cannot be seen anymore. The mandible, nevertheless, with its relatively long diastema and an articular process placed well above the occlusal plane, is clearly spelaeoid. Thus, one must conclude that while there is certainly a typical form for the teeth of *spelaeus*, atypical forms occur as well. The same is true for *U. arctos*. For example, a mandible from the Upper Pleistocene site of Hohlefels (without inv.-nr.) belongs clearly to a brown bear; the M_2, however, shows the typical “spelaeoid” proportions (Fig. 5).

Five mandibles, all from layer II, show no sign of an alveolus for P_3 – which is commonly found in *U. arctos* but almost never in *U. spelaeus* (Rode 1935: 40; Bishop 1982: 43). It is worth mentioning that from these five mandibles three do show an

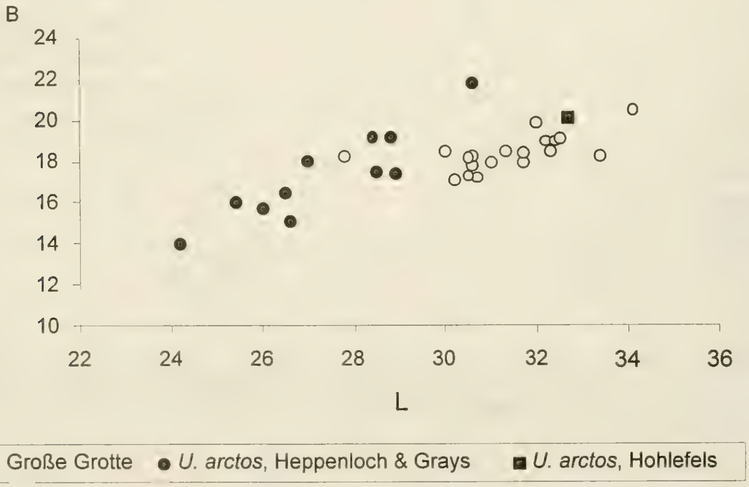


Fig. 5. *Ursus arctos* and *U. spelaeus*; M_2, length/breadth of posterior lobe. (Heppenloch & Grays: Kurtén 1959).

alveolus for P_1. Interesting is also the fact that one right mandible has a P_1-alveolus while the left one, belonging to the same individual, does not (Inv. nos. 34070.58 and 34110.141; Pl. 1, fig. 4). According to RODE (1935: 40), only about 2.5 % of the mandibles of *spelaeus* show an P_1-alveolus, whereas in *arctos* (e.g. from Taubach) it occurs in more than 63 %. MUSIL (1965: 67), however, states that in Pod hradem ca. 20 % of the mandibles showed an alveolus anterior to P_4. Concerning the postcranial material, limb and foot bones of the cave bear are relatively heavier and more stout than those of brown bear (see e.g. KURTÉN 1976: 23ff.). While the bones of *U. spelaeus* are generally larger than those of *U. arctos*, there was a marked sexual dimorphism in both species. Thus, since there is an overlap in the size of female *spelaeus* and male *arctos*, absolute measurements do not always provide a good criterion for the distinction between both taxa (see e.g., EHRENBERG 1935: 66; KOBY & FRITZ 1950: 289).

The examination of the bear remains indicates that only *Ursus spelaeus* is present in the Große Grotte. In fact, this species comprises the great majority of bone finds from the site. More than 850 specimens from this taxon were recovered. They represent a minimum of 21 individuals (MNI calculated from isolated I^3). Taking into account the problems and limitations of the MNI method (see e.g. UERPMANN 1972), the actual number of bears represented in the material is certainly much higher. Since there is no evidence for the presence of *U. arctos* in the well preserved material, the small fragments of skull and postcranial elements were assigned to *U. spelaeus*. The

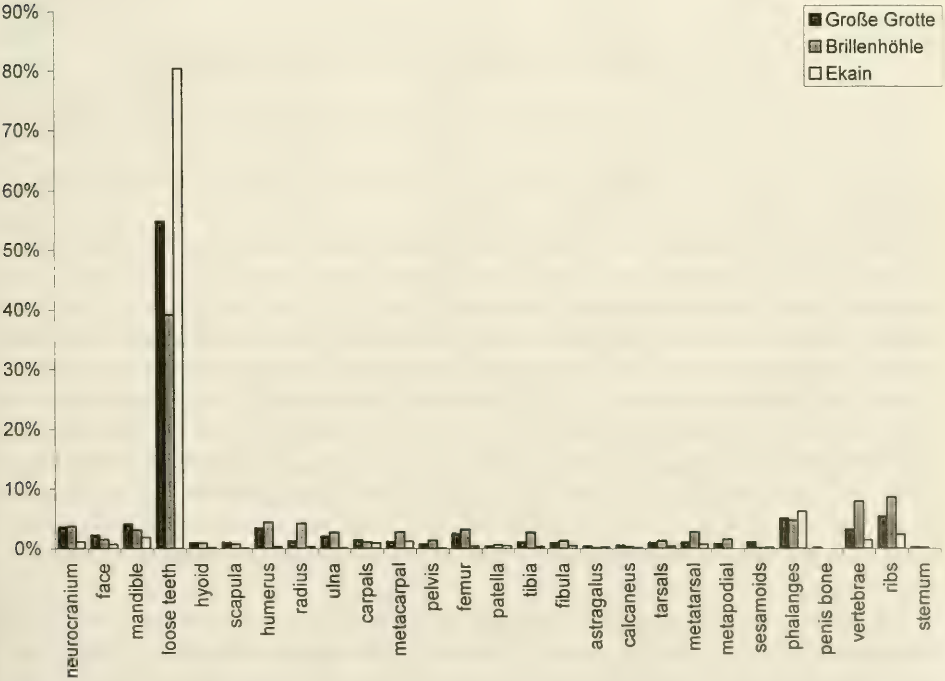


Fig. 6. *Ursus spelaeus*; skeletal representation in the Große Grotte and Brillenhöhle, SW-Germany (BOESSNECK & VON DEN DRIESCH 1973) and Ekain, N-Spain (TORRES PÉREZ-HIDALGO 1984).

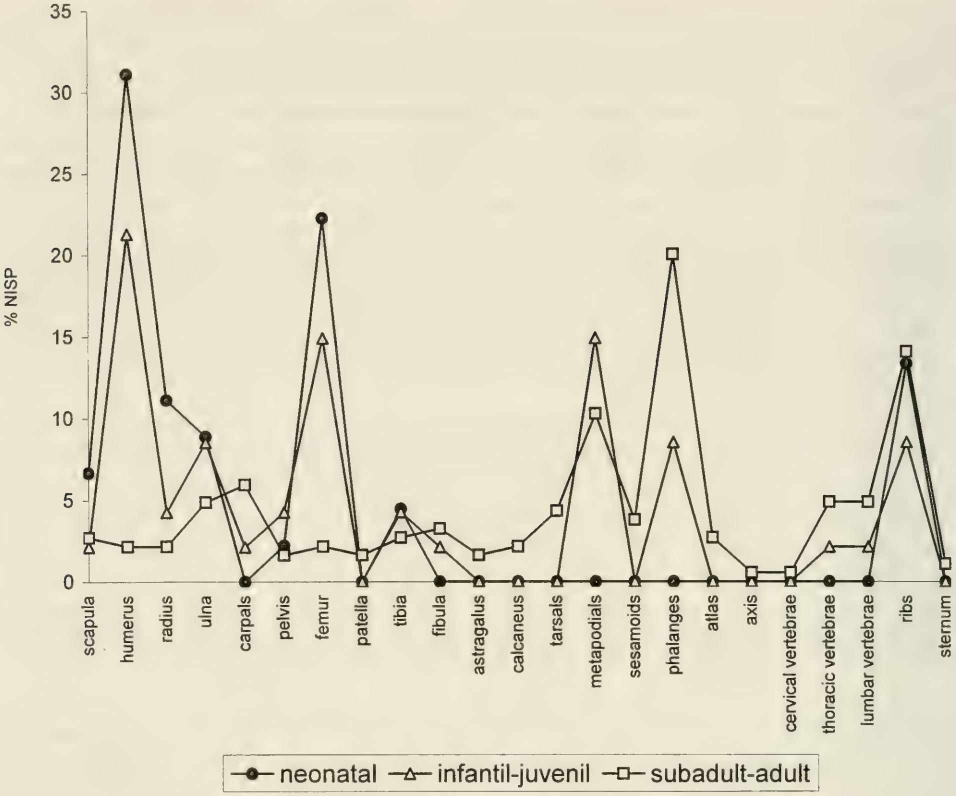


Fig. 7. *Ursus spelaeus*; skeletal representation of the different age categories.

possibility cannot be ruled out, however, that among these fragments some belong to the brown bear.

Most of the material is very fragmented. More than half of the bear remains are isolated teeth. From the remaining finds, ribs and phalanges are somewhat more common than other postcranial elements (Tab. 7–8). Only some short, compact bones – metapodials, carpals, tarsals, and phalanges – were found whole. This pattern of skeletal representation is known from many other cave bear assemblages in central and western Europe, e.g. Brillenhöhle (Boessneck & von den Driesch 1973: 78), Trou de Sureau (Ehrenberg 1935: 75ff.), Ekain (Torres Perez-Hidalgo 1984: 39), Pod Hradem (Musil 1965: 30ff.), Cotencher (Dubois & Stehlin 1933: 39), and Westbury-Sub-Mendip (Andrews & Turner 1992: 140; see Fig. 6). The significance of this skeletal representation for understanding the taphonomic history of the bone assemblage of the Große Grotte will be discussed in a later section (see page 37).

No information is available on whether some of the bear bones were found still in anatomical articulation. However, during the present study, some metapodials, carpals, tarsals, and phalanges were recognised as coming from three different bear paws belonging to two or three individuals. They are described below.

SMNS 34131.1–10, 23 (Pl. 2), posterior right paw, layer VIII: astragalus, calcaneus, os tarsi centrale, os tarsale I-IV, metatarsals II–V. Judging from its size (Tab. 14), Tab. 7. *Ursus spelaeus*; skeletal distribution; number of identified specimens (NISP) and weight (g).

skeletal element	NISP (n)	NISP (%)	weight (g)	weight (%)
neurocranium	31	3.6%	220.2	1.3%
face	19	2.2%	151.5	0.9%
mandible	35	4.1%	3775.4	22.6%
loose teeth	470	54.8%	1865.8	11.2%
hyoid	8	0.9%	19.3	0.1%
scapula	9	1.1%	1237	7.4%
humerus	29	3.4%	673.1	4.0%
radius	11	1.3%	281	1.7%
ulna	17	2.0%	1080	6.5%
carpals	12	1.4%	232.6	1.4%
metacarpal	10	1.2%	321.1	1.9%
pelvis	6	0.7%	941.3	5.6%
femur	21	2.5%	1964.9	11.8%
patella	3	0.4%	139	0.8%
tibia	9	1.1%	461.4	2.8%
fibula	8	0.9%	103.1	0.6%
astragalus	3	0.4%	161	1.0%
calcaneus	4	0.5%	329	2.0%
tarsals	8	0.9%	67.5	0.4%
metatarsal	9	1.1%	170.7	1.0%
indet. metapodial	7	0.8%	21	0.1%
sesamoids	9	1.1%	15.3	0.1%
phalanges	43	5.0%	214.5	1.3%
penis bone	1	0.1%	9.9	0.1%
atlas	5	0.6%	601.7	3.6%
axis	1	0.1%	62	0.4%
cervical vertebrae	1	0.1%	36	0.2%
thoracal vertebrae	10	1.2%	377.5	2.3%
lumbar vertebrae	10	1.2%	420.8	2.5%
ribs	46	5.4%	722.7	4.3%
sternum	2	0.2%	28.8	0.2%
total	857	100.0%	16705.1	100.0%

this paw must have belonged to a male individual. The astragalus and calcaneus show light gnawing marks. From metatarsals II, IV, and V only the proximal end is present; the distal end probably having been gnawed off. The metatarsal III is more or less complete, but shows a puncture on the dorsal face of its distal end made by a carnivore tooth.

SMNS 34139.1–8, anterior right paw, layer XI: os carpi ulnare, os carpi intermedio-radiale, os carpale I, os carpale IV, metacarpals II–V; all complete. Gnawing marks were found on the intermedio-radiale only.

SMNS 34091.48–50, 53–54, 56, 59, 61–68, anterior left paw, layer III: os carpale II–IV, os carpi intermedio-radiale, os carpi ulnare, metacarpals II-V, 1st phalanges (n=3), 2nd phalanges (n=3), and a 3rd phalanx. Gnawing marks are present in the intermedio-radiale, ulnare, and a 2nd phalanx. The measurements of the bones are almost identical to those of the right paw from layer XI described above, and non-metrical traits such as muscle insertions are very similar as well. Thus they may have belonged to the same individual. The colour of the bones of both paws differs, and this suggests that they were indeed found in different layers. If the two paws did be-

Tab. 8. *Ursus spelaeus*; Skeletal distribution (NISP) by layer

skeletal element/layer	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	XI	total
neurocranium	12	3	1	10	–	5	1	–	–	32
face	5	2	–	6	1	4	–	–	–	18
loose maxillary teeth	59	16	7	80	4	13	2	2		183
mandible	11	5	2	12		4	–	–	1	35
loose mandibular teeth	55	32	3	28	4	20	–	–	2	144
loose mand./max. teeth	67	10	6	32	1	25	1	1	–	143
hyoid	2	–	1	4	–	–	–	1	–	8
scapula	4	2	–	1	–	1	1	–	–	9
humerus	7	2	3	9	–	7	1	–	–	29
radius	3	2	–	2		2	1		1	11
ulna	7	1	–	3	–	5	–	1	–	17
carpals	2	6	–	–	–	–	–	–	4	12
metacarpal II	–	1	–	–	–	–	–	–	1	2
metacarpal III	1	1	–	–	–	–	–	–	1	3
metacarpal IV	–	2	–	–	–	–	–	–	1	3
metacarpal V	–	1	–	–	–	–	–	–	1	2
phalanx 1, anterior	–	3	–	–	–	–	–	–	–	3
phalanx 2, anterior	–	3	–	–	–	–	–	–	–	3
phalanx 3, anterior	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1
pelvis	3	–	–	2	–	–	–	–	1	6
femur	6	3	–	5	–	7	–	–	–	21
patella	–	–	–	1	–	2	–	–	–	3
tibia	6	2	–	–	–	1	–	–	–	9
fibula	3	1	–	1	–	1	2	–	–	8
astragalus	–	–	–	1	–	1	1	–	–	3
calcaneus	–	1		2	–	–	1	–	–	4
smaller tarsals	2	–	–	–	–	1	5	–	–	8
metatarsal I	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0
metatarsal II	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
metatarsal III	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
metatarsal IV	–	–	–	2	–	–	1	–	–	3
metatarsal V	–	1	–	2	–	–	1	–	–	4
indet. metapodial	4	1	–	4	–	–	–	–	–	9
sesamoid	2	1	–	2	–	1	–	2	1	9
phalanx 1 ant. o. post.	4	1	–	4	–	2	2	–	–	13
phalanx 2 ant. o. post.	1	–	–	2	–	–	1	–	–	4
phalanx 3 ant. o. post.	7	2	–	8	–	1	1	–	–	19
atlas	3	–	–	1	–	–	–	–	1	5
epistropheus	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
cervical vertebrae	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
thoracic vertebrae	5	–	–	1	–	1	3	–	–	10
lumbar vertebrae	8	–	–	–	–	–	1	1	1	11
ribs	13	2	–	9	1	18	–	–	2	45
sternum	2	–	–	–	–	–	–	–	–	2
penis bone	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
total	304	108	23	234	11	122	30	8	19	859

long to the same individual, their differing stratigraphical position is in urgent need of an explanation. Regretably, the fine stratigraphical data which would help to clarify this issue was not recorded during the excavations.

Age distribution. – Given the fragmented state of the material, the investigation of the age structure of the bear taphocoenose at the Große Grotte is based mainly on isolated teeth and, to a lesser degree, on postcranial elements. Tables 9–11 show the absolute abundance of the teeth in different wear stages. Due to the small number of specimens, the investigation of the bear mortality can be only attempted by "lumping" teeth from all layers. It is assumed that the mortality pattern of *Ursus spelaeus* remained unchanged throughout the time-span represented by the stratigraphical sequence of the cave. This, however, was not necessarily the case. In his investigation of the cave bears from Pod hradem, MUSIL (1965: 62ff.) found out that the number of immature individuals tended to increase in the uppermost layers. However, it is not clear whether the mortality pattern of the bear population indeed changed, or whether – as KURTÉN suggested (1976: 144) – the differing mortality pattern seen in the upper strata is a result of less males and more females with their young spending the winter in the cave.

The permanent bear teeth from the Große Grotte were grouped into four age-categories (following ANDREWS & TURNER 1992: 145): neonates, yearlings, ca. 2-years, and adults. The results are presented in Table 11. It is readily apparent, that the great majority of the teeth are those of yearlings, while the remaining ones are distributed more or less uniformly in the other three categories.

In addition to the permanent teeth, 85 deciduous teeth were also recovered, from which 74 are canines (Dc). They are an important source of information about the mortality of the bears during their first months of life (KURTÉN 1958: 25ff.). Each Dc was assigned to one of the six categories defined by KURTÉN (1958: 9 & 25ff.; 1976:115ff.) in his investigation of the cave bear from Odessa (Tab. 12). Teeth in the first three categories (A–C) represent individuals up to 5–6 months old, whereas those in categories D–F come from yearlings. Following KURTÉN's method, the mortality of the cave bear from the Große Grotte in their first winter (i.e. categories A–C) was about 17.5 %, not very different from the 19.1 % which KURTÉN (1958: 26) calculated for Odessa.

The great majority of the deciduous canines show a broken root with advanced resorption (Pl. 1, figs. 1–3). In brown bears – and presumably in cave bears as well – the permanent canines erupt at about 1 year of age; their eruption stimulates the resorption of the roots of the Dc's, which then often breaks (DITTRICH 1960: 49). The actual expulsion of the Dc usually occurs during the cub's second winter, between the 13th and the 15th month, i.e. 3–5 months after the eruption of the permanent canines (DITTRICH 1960: 47; KURTÉN 1976: 117). Thus, the milk canines with resorbed, broken roots can be either changed teeth or teeth that were about to be changed (KURTÉN 1958: 9). The distinction is important: if they are indeed expulsed teeth, then they do not have to represent individuals who died in the cave, although they would confirm the presence of yearlings during the winter. If, on the other hand, these teeth were about to be shed, but still in the jaw at the moment of death, then they would represent yearlings who actually died at the site. A third alternative is, of course, also possible; namely that the bears which changed their canines at the cave died somewhat later during the same winter while still hibernating inside the cave (KURTÉN 1976: 117) and are thus also represented by permanent teeth. Given the large proportions of permanent teeth of yearlings in the Große Grotte (see above), it seems probable that the deciduous canines also represent animals which died in the cave.

The bones of the postcranial skeleton also contribute some information about the age structure of the cave bear sample in the Große Grotte (Pl. 4, figs. 5–9). Approximately 18,5 % (n=45) of the fragments belong to neonates, 19,5 % to juveniles (n=47), and the remaining 62 % (n=185) to subadults and adults (35 specimens belonging to three paws of adults/subadults found in layers III, VIII, and XI respectively were excluded in the calculation). However, the age structure as reflected by the postcranial elements cannot be uncritically accepted, since it is clear that the taphonomic history of the young and older bears differ. This can be concluded from the different skeletal representation shown by neonates, infantil-juveniles, and subadult-adults (Fig. 7). This issue will be discussed further in a later section (see page 37).

In summary: according to the eruption and wear of the teeth of *U. spelaeus* from the Große Grotte, it is apparent that a significant proportion of newborn died; this happened during hibernation in winter (newborns themselves do not hibernate and are thus in need of constant feeding. If their mother has unsufficient stores of fat, and cannot sustain lactation, the cubs die [GARGETT 1996: 40]). The most significant peak in the mortality, however, is at about 1 year, i.e. during the bears' second winter. A high mortality of yearlings – though still somewhat lower than in the Große Grotte – was also recorded from many other sites in western, central, and eastern Europe (see e.g. BOESSNECK & VON DEN DRIESCH 1973: 78; ANDREWS & TURNER 1992: 145; EHRENBERG 1931: 702; GRANDAL-D'ANGALDE & VIDAL ROMANÍ 1997: 729ff.; MUSIL 1965: 62ff.; STINER 1998: 317ff.; TORRES PEREZ-HIDALGO et al. 1991: 62ff.; see e.g. Tab. 10). While the proportion of newborn in the Große Grotte as reflected by teeth on the one hand, and postcranial elements on the other is nearly identical, the relative abundance of juveniles ("yearlings") as calculated by both methods differs strongly. Given that the age structure of cave bear populations has been almost invariably based on dental evidence, it is still unknown whether this discrepancy is common.

The high incidence of neonatal and juvenil mortality of bears in the Große Grotte has probably multiple causes. In brown bears, cubs lactate for approximately half a year (JAKUBIEC 1993: 289). If the mother was to die within this period, the cubs will starve to death. This must also have been a not uncommon occurrence in *U. spelaeus*.

Probable causes for the elevated mortality of yearlings must have included: predation by carnivores such as wolves, hyenas, lions, and male bears; illness; and starvation (for a discussion of causes of bear mortality see STINER 1998 and references therein). In his study of the cave bears from Mixnitz, EHRENBERG (1931: 659ff.) suggested that the high yearling mortality at the site could be related to the replacement of the milk dentition with the permanent set of teeth. For most teeth, this takes place after weaning, i.e. around the end of the summer. At this time, fat reserves to withstand the coming winter must be accumulated. EHRENBERG argues that this task must have been complicated during the period of replacement of the deciduous dentition, and many yearlings would have failed to store enough reserves to survive their second winter.

Finally, the very high proportions of yearlings in the Große Grotte must be related to the proportion of females overwintering in the cave (see below).

Sex-ratio. – The proportion of adult males and females seem to vary among different modern populations of brown bears *U. arctos* (see e.g., JAKUBIEC 1993: 279; KURTÉN 1976:76). Whether this was also the case in *U. spelaeus* is of course not known, but the relative proportions of the sexes among sites do vary considerably. Thus, in Mixnitz (Austria) males outnumber females; in Spanish caves, both a pre-

Tab. 9. *Ursus spelaeus*; wear-stages of maxillary and mandibular teeth (totals).

tooth	not yet erupted	erupting	in line, not worn	slightly worn	moderately worn	heavily worn
P4	–	7	15	2	1	1
M1	3	1	19	12	2	1
M2	2	14	15	2	1	1
M3	5	–	4	3	1	–
total	10	22	53	19	5	3

The different shadings represent the different age-stages (see text)

Tab. 10. *Ursus spelaeus*; age-distribution according to wear stages of the cheeck teeth.

age stage	abundance (%)		
	Große Grotte	Cova Eirós[1]	Westbury[2]
neonatal	8.9	13.7	9.9
yearlings	76.4	59.1	56.0
2-year-old	7.31	20.0	9.9
> 2 years	7.31	7.0	24.1

1 = GRANDAL-D'ANGLADE & VIDAL ROMANÍ 1997; 2 = ANDREWS & TURNER 1992

Tab. 11. *Ursus spelaeus*; wear-stages of maxillar and mandibular teeth (by layer).

tooth /					layer				
wear- stage	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	XI
					P^4 & P_4				
↑		2		5					
°	5	5		3		2			
+	2								
++	1								
+++							1		
					M^1 & M_1				
not yet erupted		1		1		1			
↑		1							
°	6	3	1	4		2	1	1	1
+	5	4		2		1			
++				2					
+++	1								
					M^2 & M_2				
not yet erupted	1			1					
↑	4	3		5	1	1			
°	9	3		1	1	1			
+	1	1							
++	1								
+++					1				
					M^3 & M_3				
not yet erupted	3	2							
°				1		3			
+	2			1					
++	1								

Symbols: ↑ erupting; ° in line, not worn; + slightly worn; ++ moderately worn; +++ heavily worn.

Tab. 12. *Ursus spelaeus*; root development of deciduous canines.

wear-stage (after KURTÉN 1958)*	II	III	IV	layer V	VI	VII	total
a) root not fully developed	1	1	1	1	–	1	5
c) root fully developed	2	3	–	2	1	–	8
d) root with resorption traces	2	–	–	3	–	–	5
e) root partially resorbed	–	–	–	2	–	–	2
f) tooth changed or about to be changed	16	2	2	24	–	10	54

* no Dc from the Große Grotte in Kurténs group "b"

ponderance of females – as in Ekaín and Troskaeta – and a clear dominance of males – e.g. Arrikrutz – have been observed (TORRES PEREZ-HIDALGO et al. 1991: 62); and a balanced sex-ratio exists for Odessa (Ukraine), Cotencher (Switzerland), and Dachstein (Austria).

The investigation of the sex distribution of *U. spelaeus* from the Große Grotte is hampered by the relative scarcity and the almost unvariably bad preservation of permanent canines – which are strongly dimorphic and thus useful in the separation of males and females (KOBY 1949: 675 ff.). Other teeth are better preserved but are not as dimorphic. Nevertheless, the distribution of the length of the M_1 is clearly bimodal (Fig. 8) and – assuming the bimodal distribution is caused by sexual dimorphism – points to the presence of both sexes with a possible preponderance of females.

Measurable postcranial specimens, which in bear show a large degree of sexual dimorphism and are thus helpful in the determination of sex ratios, are very rare (see Tab. 14) and do not provide further information here. In their size, the 3rd metacarpals of a right and a left paw from a single individual – found in layers XI and III respectively (see above) – fall into the uppermost range of the female cave bears at the Sibyllenhöhle, an Upper Pleistocene cave site near Kirchheim/Teck, southern Germany (Fig. 9). The partial paw recovered from layer VIII belonged in all probability to a rather small male bear (Fig. 10).

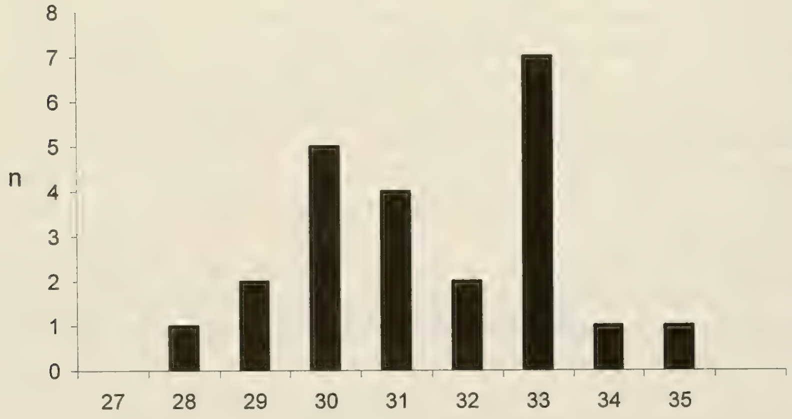


Fig. 8. *Ursus spelaeus*; length of M_1.

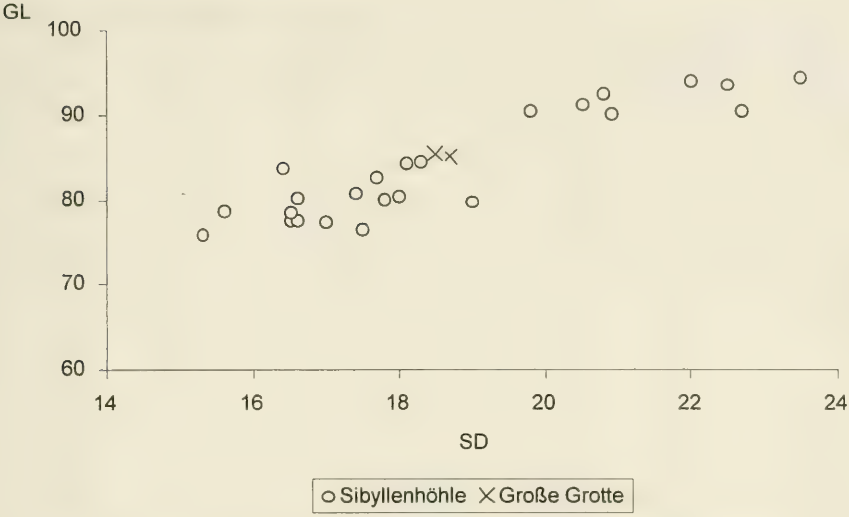


Fig. 9. *Ursus spelaeus*; metacarpal IV, smallest breadth of diaphysis/greatest length.

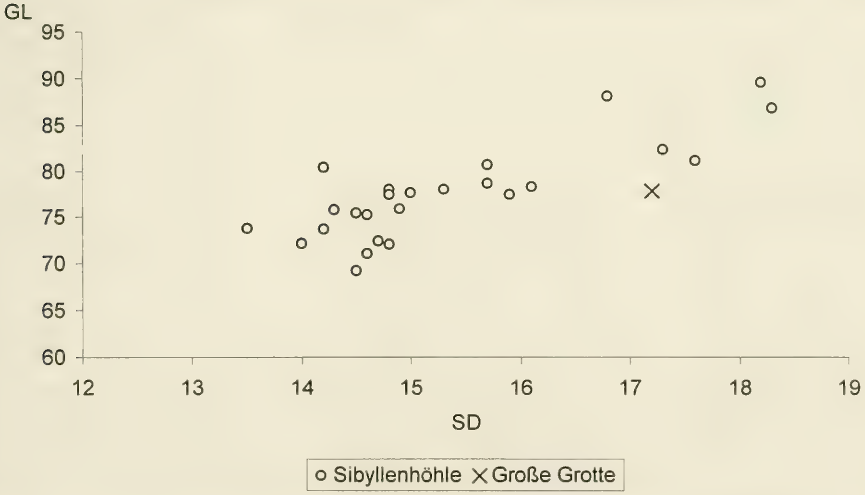


Fig. 10. *Ursus spelaeus*; metatarsal III, smallest breadth of diaphysis/greatest length.

The age structure described above can be used to gain some information, though indirectly, about the sex representation of the adult bears in the cave. Since, by analogy with *U. arctos*, the cubs usually spent the first two winters with their mother, the high relative abundance of neonates and yearlings indicates that female bears commonly hibernated in the Große Grotte. One could therefore suggest, that most of the grown-up bears represented at the site are females. Indeed, KURTÉN (1976: 119) has pointed out to the positive correlation between the proportional representation of females and the number of yearlings in cave sites.

Tab. 13. *Ursus spelaeus*; measurements of bones of neonates and juveniles.

skeletal element	layer	GL	side	age-stage
femur	II	31.2	dext.	neonate
scapula	III	(23.6)	sin.	
radius	III	(24.5)	dext.	
ulna	III	27.7	sin.	
tibia	III	23.6	sin.	
humerus	V	(28.7)	sin.	
humerus	V	(32.0)	sin.	
humerus	V	29.5	sin.	
radius	V	(24.5)	sin.	
humerus	VII	35.0	dext.	
radius	VII	26.9	dext.	
ulna	VII	30.7	dext.	
ulna	VII	30.2	sin.	
femur	VII	33.6	dext.	
femur	VII	(30.0)	sin.	
femur	VII	(29.0)	dext.	
humerus	VII	(85.5)	dext.	juvenile
femur	VII	(66.0)	dext.	

Tab. 14. *Ursus spelaeus*; measurements of cranial and postcranial skeleton.

maxilla

layer	length of molar row
III	73.5

isolated maxillar teeth

layer	LM^1	BM^1
II	29.0	18.8
II	28.2	18.8
II	28.6	19.6
III	28.1	19.1
III	29.8	19.2
V	27.2	19.0
VIII	26.6	18.8
IX	31.0	20.9
mean	28.5	19.2
s. d.	1.39	0.71
n	8	8

layer	LM^2	BM^2
II	45.6	23.1
II	45.9	–
II	46.4	23.4
II	45.8	22.4
III	47.8	24.1
III	45.2	24.5
V	47.7	25.1
VI	(50.0)	24.5
VII	41.4	22.8
mean	46.2	23.7
s. d.	2.34	0.95
n	9	8

mandible

layer	LCR	LMR	LPR	LDi	L C-M3	smallest height of diast.	height in front of M1	
II	89.7	76.5	13.3	53.1	142.5	50.8	–	Indiv. A
II	101.1	85.9	12.8	36.5	136.4	51.8	–	P1 present
II	108.1	90.9	14.3	60.5	167.5	–	–	Indiv. C
II	108.0	92.5	14.0	58.0	170.0	71.0	–	Indiv. C
II	105.5	88.0	13.5	65.5	169.5	62.0	–	Indiv. D
V	105.1	87.1	14.5	–	–	–	70.8	Indiv. A

isolated mandibular teeth

layer	LM_1	BM_1
II	32.1	14.8
II	32.4	15.7
II	30.0	14.1
II	31.4	14.7
II	31.4	14.4
II	30.0	13.9
III	30.0	13.5
III	32.1	15.0
III	32.6	15.4
III	32.7	16.8
III	29.0	14.3
IV	29.8	14.1
V	30.8	14.8
V	33.4	15.4
V	30.2	14.0
V	27.9	13.4
V	34.1	17.2
V	29.9	–
V	29.0	13.8
VI	30.9	14.9
VII	32.6	15.0
VII	32.1	15.7
XI	30.8	14.5
mean	31.1	14.8
s.d.	1.55	0.97
n	23	22

layer	LM_2	BM_2
II	33.4	18.5
II	30.3	18.1
II	31.3	18.8
II	30.6	17.4
II	31.0	18.1
II	31.7	18.5
II	(30.0)	18.9
III	30.5	17.8
III	31.7	17.9
III	32.1	18.1
III	34.0	20.5
III	30.7	18.1
V	32.3	19.8
V	31.7	20.0
V	32.1	19.1
V	32.4	20.0
V	30.5	18.1
VI	29.9	19.0
VII	32.3	18.6
mean	31.5	18.7
s.d.	1.12	0.86
n	19	19

layer	LM_3	BM_3
III	25.7	–
V	28.6	–
VI	26.2	19.0
VII	28.5	20.7
VII	27.0	19.9
mean	27.2	19.8
s.d.	1.32	0.85
n	5	3

scapula

layer	BG
VIII	52.7

ulna

layer	BPC
IX	71.0

humerus

layer	Bd
II	134.7

os carpi intermedio-radiale

layer	B	D
XI*	61.0	59.7

* same individual as metacarpal from layer XI

metacarpal

layer	Bp	Dp	SD	Bd	Dd	GL	DD	digit
II	19.1	32.9	20.1	29.0	23.7	83.8	17.6	III
III*	19.3	29.3	17.0	21.5	21.5	76.6	–	II
III*	21.3	30.5	18.0	22.3	22.3	80.8	–	III
III*	25.2	31.8	18.7	23.8	23.0	85.1	–	IV
III*	32.3	36.3	19.2	29.0	23.2	87.5	–	V
XI**	19.4	29.2	18.1	21.6	21.7	75.8	–	II
XI**	21.0	30.4	17.6	22.1	23.1	80.8	–	III
XI**	24.2	31.5	18.5	23.8	22.9	85.4	–	IV
XI**	30.7	35.8	19.1	30.0	23.8	87.8	–	V

* same individual
** same individual

pelvis

Layer	LA	LAR
II	–	69.4
V	69.5	–

patella

Layer	L	B
V	–	53.0
VII	67.7	47.6

astragalus

layer	GL	GB	BC
V	57.1	–	61.3
VII	59.1	63.7	–
VIII	60.7	–	64.9

femur

Layer	SD	Bd
II	46.7	–
II	(53.7)	117.1
VII	45.8	–

tibia

layer	SD	Bd	Dd
VII	34.4	82.7	46.9

calcaneus

layer	GB
III	65.0
V	69.7
VIII	75.0

metatarsal

Layer	Bp	Dp	SD	Bd	Dd	GL	digit
V	21.6	26.2	13.2	17.9	16.7	59.0	I
V	20.6	21.3	14.2	19.5	19.0	63.6	I
VIII	16.7	26.4	–	–	–	–	II
VIII	21.0	32.0	17.2	–	–	77.8	III
V	21.3	34.4	18.9	25.4	–	98.0	IV
VIII	25.0	31.0	–	–	–	–	IV
III	33.6	31.2	14.0	–	–	–	V

atlas

layer	BFcr	BFcd
II	97.9	86.0
II	99.1	83.4

axis

layer	BFcr
XI	84.0

The material from the Große Grotte cannot contribute much information about the body size of *U. spelaeus* during the Middle Palaeolithic in our region. Most of the measurable bear specimens are isolated teeth (Tab. 14). While tooth size is very often used in palaeontological and archaeozoological studies, it does not seem to be a very reliable indicator of body size (DAYAN et al. 1991, 117; VAN VALKENBURG 1990, 181ff.; WEINSTOCK 1998, 1999). Bone size correlates much closer with body size (i.e. body weight); however, as mentioned above, measurable cranial and post-cranial material in the Große Grotte is scarce, and consists mostly of metapodials, carpals and tarsals belonging probably to just 2–3 individuals (Tab. 14).

Family Mustelidae SWAINSON 1835

Genus *Mustela* LINNAEUS 1758

Mustela putorius LINNAEUS 1758 vel *eversmanni* LESSON 1827

Material: SMNS 34143.1

A complete ulna from *Mustela* was recovered from layer VIII (SMNS 34143.1). Its metrical characters fall in the uppermost range of recent European *putorius*

(Tab. 15). While the identification of this specimen cannot be carried out beyond the generic level, it is certain that it belonged to a male individual.

During the Upper Pleistocene, two species of polecat lived in central Europe: the common polecat *Mustela putorius* and the steppe polecat *Mustela eversmanni*. Modern members of these species are regarded as having different preferred habitats. *Mustela putorius*, in contrast to *M. eversmanni*, can be found usually in the edge of temperate forests, while the latter inhabits steppic environments (WOLSAN 1993: 748, 801).

The identification of postcranial remains of polecats to the species level is highly problematic, since no clear morphological differences in their skeletons have been described. Absolute size cannot be used as an infallible criterion: in most of its geographical range, the steppe polecat tends to be larger than the common polecat; in Europe, however, both species seem to be of similar size (WOLSAN 1993: 770).

Tab. 15. *Mustela*; measurements of the ulna from the Große Grotte and from recent *M. putorius*
MU: osteological comparative collection of the Institute of Prehistory, Univ. of Tübingen
Europe: after WOLSAN 1993: 705.

	GL	BPC	DPA	SDO
Große Grotte (34143.1)	50.6	5.8	8.3	7.4
MU 6 ♀	42.1	4.8	6.3	5.4
MU 21 ♀	38.8	4.7	6.2	5.4
Europe ♀	32–43.8	–	–	–
MU 20 ♂	49.6	6.1	7.8	6.5
MU 25 ♂	51.3	6.8	8.6	7.3
Europe ♂	38–54	–	–	–

Genus *Martes* PINEL 1792

Martes martes LINNAEUS 1758

Material: SMNS 34142.1

The corpus of a right mandible of a marten was found in layer III. The identification of the specimen to the pine marten, *Martes martes*, rather than to the stone marten, *Martes foina*, is based mainly on the distance between the foramina mentalia, which is longer in *M. martes* than in *M. foina* (STUBBE 1993: 370ff.). The measurements taken on the mandible are given in Tab. 16.

Recent populations of pine marten usually inhabit forested areas; they occurr in the taiga, in both dense and relative open coniferous forests, and in mixed as well as in deciduous oak or beech forests (STUBBE 1993: 402ff.).

Tab. 16. *Martes martes*; measurements of mandible.

length of cheektooth row (alveoli)	31.6
length of premolar row (alveoli)	18.0
length of molar row (alveoli)	14.5
length of M_1 (alveolus)	10.5
height between P_2 and P_3	9.8
height behind M_1	11.5

Family Hyaenidae GRAY 1869

Genus *Crocuta* KAUP 1828

Crocuta crocuta spelaea (GOLDFUSS 1823)

Material: SMNS 34114.1

In the material investigated, only one specimen of the cave hyena was identified. It is a well preserved metatarsal II from layer V, showing light gnawing marks on its distal end (Pl. 3, fig. 3). This piece is not mentioned in the previous study of the material from the Große Grotte (WAGNER 1983: 69ff.). WAGNER does mention a hyena specimen, namely an upper M1 from layer XI. Such a specimen is not in the collection of the SMNS today. In fact, the M^1 was almost always absent in Upper Pleistocene hyenas (ZIEGLER 1996: 13), and when present it is only in a very reduced form (EHRENBERG 1938: 34; 1939: 112). Either there was a mistake in the determination, or the specimen was lost after WAGNER's study.

In the morphology of its extremities, the cave hyena is characterised by shorter but broader bones than modern hyena, *Crocuta crocuta* (KERNERKNECHT 1940: 247; MUSIL 1965: 26). Nevertheless, the metatarsal II from the Große Grotte is relatively long and gracile, withouth reaching, however, the typical proportions of *C. crocuta* (Fig. 11; Tab. 17). It is similar to the more slender specimens from the Upper Pleistocene site of Teufelslucken in Austria, from which an abundant *C. spelaea* assemblage was recovered (EHRENBERG & KERNERKNECHT 1940: 131ff.; KERNERKNECHT 1940: 192ff.).

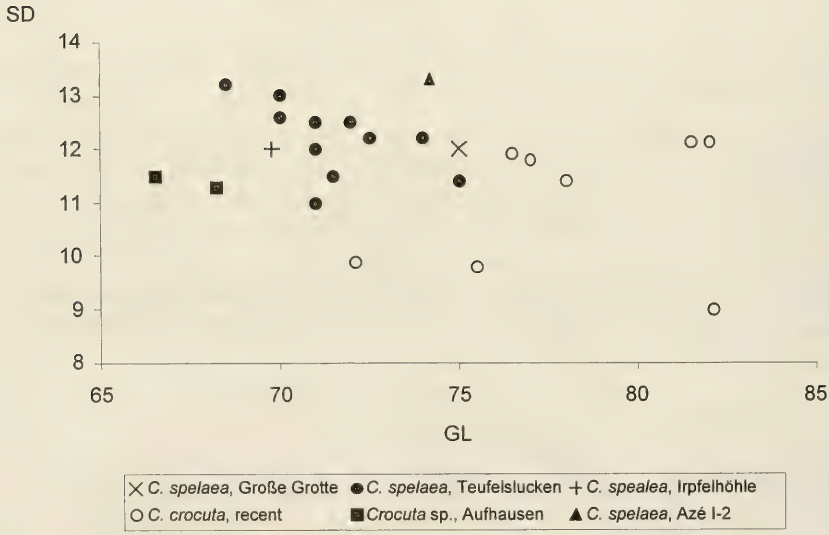


Fig. 11. *Crocuta*; metatarsal II, greatest length/smallest breadth of diaphysis. (Teufelslucken and recent: KERNERKNECHT 1940; Azé 1–2: ARGANT 1991).

Tab. 17. *Crocuta crocuta spelaea*; measurements of metatarsus II from Große Grotte and other sites in southern Germany and Austria.

site	n	Bp	SD	GL	Bd	Bd art.
Große Grotte	1	13.6	12	74.6	15.8	13.6
Aufhausen	2	13.8 / 13.4	11.3 / 11.5	68.2 / 66.5	15.2 / 14.6	13.5 /13.6
Irpfelhöhle	1	13.3	12	69.8	15.3	13.6
Teufelslucken[1]	12		11–13.2	68.5–75		
Hermannshöhle[2]				70.0		

1= Kernerknecht 1940; 2=Schütt 1969

Family Felidae Gray 1821

Genus *Panthera* Owen 1816

Panthera leo spelaea (Goldfuss 1810)

Material: SMNS 34073.1–2, 34099.1

Given the close morphological similarity between the bones of the lion (*Panthera leo*) and the tiger (*Panthera tigris*), the question to which taxon did the big cats of the European Pleistocene belong has been under discussion since a long time (see Gross 1992: 94 ff.; Groiss 1996: 399–414 and references therein). Nevertheless, a concensus seems to have been reached, with the majority of the scholars advocating for the inclusion of the "cave lion" within *Panthera leo* (Ziegler 1994: 47).

The lion in the Große Grotte is represented by three finds: a proximal fragment of a right metatarsal IV (Bp 19.7, SD 16.5) and a fragment of a fibula – both from layer II – and the proximal end of a left metacarpal V (Bp 23.6, Dp (25.0); Pl. 3, figs. 1–2) from layer III. These fragments were not mentioned by Wagner (1983) in his study of the fauna from the Große Grotte and thus *Panthera* is absent from his species list.

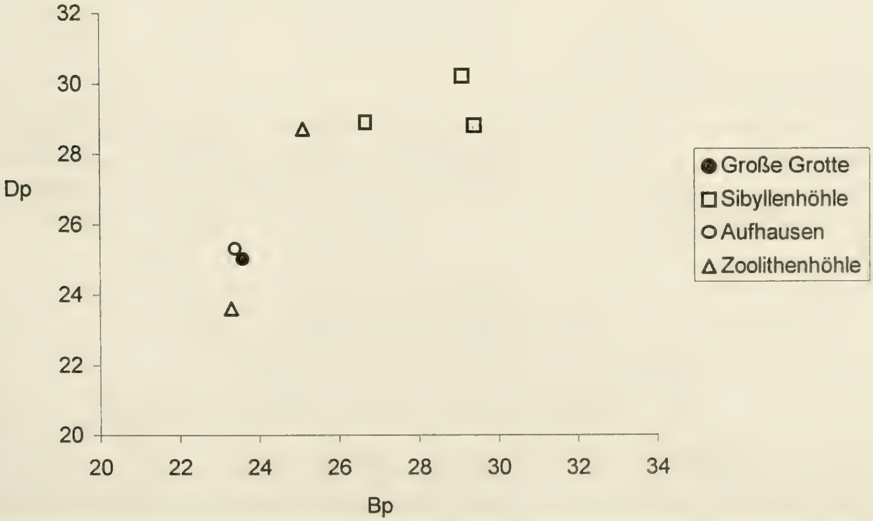


Fig. 12. *Panthera leo spelaea*; metatarsal V, proximal breadth/proximal depth.

The metacarpals represent rather small individuals, much smaller than those from the Upper Pleistocene Sibyllenhöhle, also in southwest Germany, and similar to that from Aufhausen, an Upper Pleistocene cave site in the same region (Fig. 12, Tab. 18). Given the considerable degree of sexual dimorphism in both fossil and recent lions, it can be safely assumed that the specimens from the Große Grotte and Aufhausen represent females, while in the Sibyllenhöhle only males are present. However, the possibility that the size difference of lions between the former and latter sites is due to changes in the body size of *Panthera leo spelaea* during the first half of the Wuermian glaciation cannot be ruled out; this subject is still in need of investigation.

Tab. 18. *Panthera leo spelaea*; measurements of metatarsal IV from the Große Grotte and other sites in southern Germany.

site	Bp	SD
Große Grotte	19.7	16.5
V. Seckendorff	19.4	17.8
Sibyllenhöhle	20.7, 22.00	18.5, 18.0

Genus *Felis* Linnaeus 1758

Felis silvestris Schreber 1777

Material: SMNS 34084.1

The only find of wild cat in the Große Grotte is a fragment of a right metatarsal III. The proximal width is 6.7 mm and the smallest width of the diaphysis 4.8 mm. The distal end of the bone is missing.

Family Elephantidae Gray 1821

Genus *Mammuthus* Burnett 1830

Mammuthus primigenius (Blumenbach 1799)

Material: SMNS 34075.1–2

Two specimens were identified as belonging to the mammoth, both from layer II: a small fragment of an upper tooth – either a m^3 or a M^1 – and a rib fragment. The latter shows the typical modifications usually seen in ribs which were used as artifacts, possibly for the preparation of animal skins ("Fellglätter"; Hahn 1993: 363 ff.).

Family Equidae Gray 1821

Genus *Equus* Linnaeus 1758

Equus germanicus Nehring 1884

Material: SMNS 34071.1–5, 34098.1, 34113.1, 34124.1–2

During the first part of the last glacial, two forms of horses – a stenonid and a caballine – coexisted, at least at some points in time, in the area of what today is southern Germany (Forsten & Ziegler 1995; Ziegler 1996: 24). The stenonid form is known as *Equus hydruntinus*. About the correct taxonomic designation for the caballine form, there is some disagreement. Since horses from the early Weichsel (=Würm) usually show a smaller size than Middle Pleistocene horses and larger size than Late Weichsel ones, they are often assigned to a different species, *Equus germanicus* (FORSTEN & ZIEGLER 1995: 12), and this name is used also in the present paper. It is known, however, that species in different families suffered dramatic and often quite rapid size changes in the course of the Pleistocene (see e.g. DELPECH 1983 and WEINSTOCK 1998 on *Rangifer tarandus*; LISTER 1989 on *Cervus elaphus*; VARTANYAN et al. 1993 on *Mammuthus primigenius*; McFARLANE et al. 1998 on the large North American rodent *Amblyrhiza inundata*). In spite of the size changes, it is generally accepted that in all cases a single species is involved. Following this logic, it could be suggested that no more than one species of caballine horse existed during the Pleistocene (for a discussion on this subject see FORSTEN 1993 and FORSTEN & ZIEGLER 1995).

In the Große Grotte, only the caballine form is represented. All nine specimens are either isolated teeth (n=3) or very fragmented remains of the postcranial skeleton (n=6; Tab. 19). Three finds represent young animals: a deciduous incisor, a deciduous Dp$^{3/4}$, and a second phalanx with its distal end gnawed away by a carnivore. Two other fragments – a distal end of a right femur and the distal end of a 1st phalanx – also show gnawing marks.

With the specimens at hand it is impossible to make an assessment of the size of *Equus* from the Große Grotte. The only measurable fragment is the proximal phalanx II (Bp 53.0; Dp 35.4). This piece, however, comes from a young individual (epiphysis fusing), and thus the measurements can be regarded as minimal values only.

Tab. 19. *Equus germanicus*; distribution of the fragments among the different layers.

skeletal element	side	layer
phalanx II	dext.	II
tibia (diaphysis)	sin.	II
incisor		II
deciduous incisor		II
cervical vertebra		II
femur dist.	dext.	III
phalanx I dist.		V
radius / ulna	sin.	VII
Dp$^{3-4}$	sin.	VII

Family Rhinocerotidae OWEN 1845

Genus *Coelodonta* BRONN 1831

Coelodonta antiquitatis (BLUMENBACH 1807)

Material: SMNS 34076.1

The only specimen of the wooly rhino in the Große Grotte – a slightly worn P$_4$ – was found in layer II. The tooth shows both the rough enamel and extensive cementum cover characteristic of this species. The length and width are 39.2 mm and 28.6 mm respectively (measured after DIETRICH 1945: 53).

Family Cervidae Gray 1821

Genus *Cervus* Linnaeus 1758

Cervus elaphus Linnaeus 1758

Material: SMNS 34081.1–3

Three specimens of red deer were found in the assemblage: a mandible fragment, a metacarpus diaphysis fragment, and the distal end of a 1st phalanx, all from layer II. An AMS-date was obtained from the mandible. It falls within the early medieval period, which indicates the contamination of at least the uppermost part of the deposits by recent material (J. Waiblinger, Tübingen, pers. comm.). While the other two fragments must not be medieval, the date of the mandible nevertheless casts doubts about the presence of this taxon in the original palaeolithic thanatocoenose.

Genus *Rangifer* Frisch 1775

Rangifer tarandus Linnaeus 1758

Material: SMNS 34074.1–14, 34092.1–5, 34102.1–4, 34112.1–15, 34128.1–4, 34132.1–5, 34137.1, 34148.1

Finds of reindeer, fifty in total, were recovered from almost all layers (Tab. 20). The preservation of the material is poor. Some of the phalanges and carpals are complete but from the longer limb bones only small fragments are present. Whereas in the case of *Capra* isolated teeth comprised most of the assemblage, only three *Rangifer* loose teeth were represented in the material.

Some finds demonstrate the presence of young individuals: two shed antlers (basis with brow-tine), an unfused distal epiphysis of a metapodial, and a metatarsus shaft fragment. Adults are definitely represented by the proximal end of a tibia with a fused epiphysis, a proximal end of a femur (fused caput), and a moderately worn M_3. First and second phalanges with closed epiphyses (n=8) could come from either adults or subadults.

Six fragments show either gnawing marks or traces of having been in contact with the digestive juices of a carnivore (Tab. 22). In contrast, not a single cut/butchery mark was observed. However, an antler fragment (SMNS 34092.2) shows wear traces.

Family Bovidae Gray 1821

Genus *Capra* Linnaeus 1758

Capra ibex Linnaeus 1758

Material: SMNS 34072.1–43, 34093.1–4, 34101.1–6, 34101.8, 34111.1–17, 34122.1, 34125.1–13, 34193.1–4, 34135.1–5,34140.1–3, 34101.7

The ibex is the second best represented species in the Große Grotte, with a total of 112 bone remains distributed among all the layers. While most skeletal elements are present, the great majority of the material consists of isolated maxillar and mandibular teeth and phalanges (Tab. 23). It must be pointed out, however, that most of

Tab. 20. *Rangifer tarandus*; skeletal representation in the different layers.

Skeletal element	layer								
	II	III	IV	V	VII	VIII	IX	XI	total
antler	–	3	1	–	–	3	–	–	7
mandible	–	–	–	–	1		–	–	1
loose tooth	1	–	–	2	–	–	–	–	3
humerus	–	–	–	1	–	–	–	–	1
radius / ulna	–	–	–	1	–	–	–	1	2
ulna	1	–	1	–	–	–	–	–	2
carpal II/III	–	–	–	1	–	–	–	–	1
intermediate carpal	3	–	–	–	–	–	–	–	3
metacarpal III/IV	–	–	–	1	–	–	–	–	1
metacarpal II or V	–	1	–	–	–	1	1	–	3
femur	1	–	–	2	–	1	–	–	4
tibia	1	–	1	–	–	–	–	–	2
metatarsal	1	–	–	1	1	–	–	–	3
indet. metapodial	1	–	–	–		–	–	–	1
phalanx I	1	–	1	1	1	–	–	–	4
phalanx II	1	–	1	3	–	–	–	–	5
phalanx III	–	1	–	1	–	–	–	–	2
sesamoid	–	–	–	–	1	–	–	–	1
atlas	1	–	–	–	–	–	–	–	1
lumbar vertebra	–	–	–	1	–	–	–	–	1
ribs	2	–	–	–	–	–	–	–	2
total	14	5	5	15	4	5	1	1	50

Tab. 21. *Rangifer tarandus*; measurements of skeletal elements.

M_3

layer	L	B
V	22.1	10.1

phalanx I

layer	Bp	SD	Bd	GL	Dp	DD	Dd	phys. L
V	19.3	13.4	16.0	44.6	19.8	9.6	12.1	42.7
V	19.4	12.8	15.8	44.3	19.8	9.2	11.8	42.9

tibia

layer	Bp
II	65.5

phalanx II

layer	Bp	SD	Bd	GL	Dp	DD	Dd
V	16.7	11.7	15.1	32.8	17.3	11.9	17.2
V	17.9	13.0	16.2	36.0	19.1	12.7	–
V	17.9	13.2	–	36.4	18.6	12.2	18.0

Tab. 22. *Rangifer tarandus*; gnawed and digested bones.

skeletal element (inv. number)	layer
gnawed:	
rib head (34074.12)	II
phalanx II (34102.2)	IV
femur, caput (34132.5)	VIII
digested:	
phalanx II (34074.10)	II
intermediate carpal (34074.8)	II
phalanx I (34128.1)	VII

the fragments of long bones which could only be identified as "medium-sized ungulate" most probably belonged to *Capra*. The same is true for ribs and vertebrae.

In some instances, several specimens could be assigned to the same individual. Thus, in layer II, two partial vertebral columns can be distinguished. Thirteen vertebrae come from a young individual – 3 cervicals and 10 thoracic. Three cervical vertebrae (2nd – 4th) and six lumbar vertebrae apparently belong to a single adult individual. Due to their large size (see Tab. 24for measurements of axis), they must represent a male.

From the same layer come a left humerus and a left radius with their respective late-fusing epiphyses – proximal in humerus and distal in radius – still open, as well as an ulna with its proximal apophysis unfused. They belong undoubtedly to the same individual. These bones were ascribed by WAGNER to the (postulated) wild sheep species, *Ovis argaloides* (WAGNER 1983: 72, 74). However, the bones show characteristics typical of *Capra*. Thus the medial epicondyle of the humerus shows a smaller angle than the 90° characteristic of *Ovis* and the trochlea is relatively broad and low; the proximal radius has only a weekly developed lateral tuberosity (BOESSNECK, MÜLLER & TEICHERT 1964).

A second elbow joint (distal part of a humerus and proximal end of radius/ulna, left side) was recovered from layer VII. A complete left metacarpus, showing carnivore gnawing-marks on its distal end (Pl. 3, fig. 6), and a peripheral 1st phalanx most probably represent the same animal as the elbow joint. An axial 1st phalanx from this layer shows a different colour in it surface as the peripheral one, but it is almost identical in size. Thus it and a 2nd phalanx with which it articulates perfectly, may also form part of the same left forelimb. The large size of the bones and the thickness of their compacta suggest they come from a male (Tab. 24). The distal humerus and proximal radius/ulna show not only gnawing marks, but also pathological modifications (Pl. 3, fig. 4–5). The exostoses in the lateral aspects of radius and ulna show that this individual had some problems – and probably much pain – in its left elbow. In the cranial aspect of the humerus, a pseudoarthrose formed just above the medial part of the trochlea. A second pseudoarthrose is found in the dorsal aspect of the proximal radius in its medial side, just distal to the fovea capitis. These two "articular areas" could only develop if the elbow was being constantly flexed to its full extent. This flexion occurs normally only when an animal is resting on the ground. A pseudoarthrose can develop comparatively fast, in a matter of a few weeks (H.-P. UERPMANN, Tübingen, pers. comm.). Thus it seems that this buck was forced to spend a large part of the last weeks of its life laying, unable to move much around. It is impossible to tell whether it was finally killed by carnivores and then transported into the cave, or whether it succumbed to illness or starvation and was then scavenged upon.

The strong sexual dimorphism which exists in *Capra* allows, in most cases, a sex-determination of the better preserved remains (see Tab. 24). Besides the bones of the elbow joint from layer VII described above, six or seven fragments represent males, one belongs to a female, and three (including humerus and radius of a subadult) could be of either sex.

Tab. 23. *Capra ibex*; skeletal representation in the different layers.

skeletal element/layer	II	III	IV	IX	V	VI	VII	VIII	XI	total
horn cores	–	–	–	–	–	–	2	–	–	2
frontal with horn core	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
maxillary	1	1	–	–	–	–	–	–	–	2
isolated maxillar teeth	4	1	2	2	3	–	–	–	–	12
mandibula	2	1	–	1	–	–	1	1	–	6
loose mandibular teeth	6	–	3	1	2	–	–	–	–	12
loose max. or mand. teeth	–	–	1	–	–	–	–	–	–	1
scapula	2	–	1	–	1	–	–	–	1	5
humerus	2	2	–	–	–	1	1	–	1	7
radius	3	–	–	–	–	–	–	–	–	3
radius/ulna	–	–	–	–	–	–	1	1	–	2
ulna	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
carpal II/III	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
metacarpal	2		1	–	–	–	1	1	–	5
femur	1	1	–	–	1	–	–	–	–	3
patella	–	–	–	–	2	–	–	1	–	3
tibia	–	–	–	–	2	–	–	–	–	2
astragalus	–	–	–	–	1	–	–	–	–	1
centrotarsal	–	–	–	1	–	–	–	–	–	1
metatarsal	2	–	–	–	–	–	–	–	–	2
phalanx I	–	–	–	–	4	–	2	–	1	7
phalanx II	1	–	–	–	1	–	1	–	–	3
phalanx III	2	–	–	–	–	–	1	–	–	3
axis	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
cervical vertebrae *	5	–	–	–	–	–	–	–	–	5
lumbar vertebrae	6	–	–	–	–	–	–	–	–	6
thoracic vertebrae +	13	–	–	–	–	–	–	–	–	13
ribs	–	–	–	–	–	–	2	–	–	2
total	55	6	8	5	17	1	13	4	3	112

* 3 of them belong to same individual (SMNS 34072.1)
+ 10 of them belong to same individual (SMNS 34072.1)

Tab. 24. *Capra ibex*; measurements of cranial and postcranial skeleton.

maxillary

Layer	LCR
III	57.2

mandible

layer	LCR	LMR	LPR	small. height diastema	height in front M_1
II	–	–	22.5	–	26.6
VII	81.0	57.0	22.5	17.5	31.1

isolated M_3

layer	L	B
II	25.6	8.9
II	25.2	8.9
IX	27.1	9.7

scapula

layer	SLC	GLP	LG	BG	sex
II	33.1	48.6	41.4	34.0	♂
V	24.5	–	–	–	♀

humerus

layer	Bd	BT		sex
II*	39.8	38.1	subad.	?
VII**	–	(41.0)		♂

* same indiv. as rad. in layer II
** same indiv. as rad. & probably metac. in same layer

radius

layer	Bp	BFp		sex
II *	40.7	–	subadult	?
VII**	45.6	43.0		♂

* same indiv. as hum. from layer II
** same indiv. as hum. & metac. in same layer

metacarpal

layer	Bp	Dp	SD	Bd	Dd	GL	sex
II	–	–	–	36.3	–	–	?
VII**	38.1	25.3	26.1	43.3	(22.5)	(145.0)	♂

** probably same indiv. as humerus and radius in same layer

femur

layer	DC	sex
III	(29.5)	♂?

astragalus

layer	Ll	Lm	Dl	BC	sex
V	39.7	36.0	22.5	26.8	♂

tibia

layer	Bd	Dd	sex
V	36.5	29.5	♂

os centrotarsale

layer	B	D	sex
IX	31.8	26.3	♂

phalanx I

layer	Bp	SD	Bd	GL	Dp	DD	Dd	phys. L
V	18.4	15.7	17.3	46.1	20.9	12.7	16.1	44.5
V	17.9	14.2	16.7	46.1	20.1	12.3	15.5	44.2
VII	17.8	14.8	17.4	45.8	21.0	12.3	15.4	43.8
VII	17.9	15.5	17.4	44.8	20.6	12.7	15.6	–
XI	16.5	13.8	15.1	45.1	19.5	11.4	13.6	43.3

phalanx II

layer	Bp	SD	Bd	GL	Dp	DD	Dd
II	18.1	14.0	–	–	17.9	12.6	–
V	15.5	(9.8)	–	29.2	16.5	10.9	–
VII	17.1	12.8	14.0	27.7	16.8	13.2	16.6

axis

layer	BFcr	SBv	LCDe	sex
II	69.3	42.5	77.7	♂

Tab. 25. *Capra ibex* and *Capra pyrenaica*; distal breadth of the tibia from the Große Grotte and other prehistoric and recent assemblages.

Site	Bd	n
Große Grotte	36.5	1
Brillenhöhle[1]	34	1
Pod hradem[2]	32.9	1
subfossil[3]	33.0 – 35.0	5
recent[3]	31.0 – 34.5	3
C. pyrenaica, Ekaín[4]	30.5, 31.0, 35.0	3
C. pyrenaica, La Vache	31.0 – 38.0	7

1 = Boessneck & von den Driesch 1973; 2 = Musil 1965; 3 = Koby 1958; 4 = Altuna & Mariezkurrena 1984.

Genus *Rupicapra* Blainville 1816

Rupicapra rupicapra (Linnaeus 1758)

Material: SMNS 34082.1–3, 34142.1, 34144.1, 34145.1

During the Pleistocene, the chamois had a broader geographic distribution than at present. Remains of this species are often found at Palaeolithic sites, although always in relative small numbers (see e.g. Altuna & Mariezkurrena 1984: 266; Boessneck & von den Driesch 1973: 33ff.; Lehmann 1954: 102ff.; Musil 1965: 81; Ziegler 1996: 45ff.).

Six specimens were assigned to the chamois: a deciduous fourth premolar (Dp_4, length 15.7 mm), a proximal metatarsus, a femur shaft fragment, and three fragments of 1st phalanges.

The femur fragment is too small for *Capra* but, in principle, it could also belong to the saiga antelope. In recent skeletons of *Rupicapra* (SMNS 7915) and *Saiga tatarica* (SMNS 7596) at the Museum of Natural History (Stuttgart) the fossa supracondylaris in the former is shallower than in the latter; in this respect, the fragment from the Große Grotte is more similar to *Rupicapra*. Though not complete, the 1st phalanx distal fragments show the relative long and slender proportions which characterise both *Rupicapra* and *Saiga*. However, the more rounded condyles and deeper sulcus between them allow the identification of the phalanges from the Große Grotte as *Rupicapra*. In one of the phalanges (SMNS 34082.3), the form of the condyles is more difficult to determine, since the piece was obviously modified by the action of gastric juices of a carnivore. Nevertheless, this piece probably belongs to the chamois as well.

The small number of finds of this species and their poor preservation do not allow an evaluation of the size of *Rupicapra*. Only two fragments, both 1st phalanges, could be measured:

SMNS 34082.1	Bd 12.8	Dd 11.2
SMNS 34142.1	Bd (12.5)	Dd (11.0)

3. Small mammals remains, biostratigraphy and palaeoecology

Many species of owls tend to roost in caves and rock shelters. While at the site, they regurgitate – once or twice a day – pellets containing mostly matted fur, hair, bones, and teeth from ingested prey. Given enough time, this may result in major accumulations of small mammal remains (LYMAN 1994: 198ff.), which can be of great value in biostratigraphical and palaeoenvironmental analyses. However, in contrast to the remains of larger mammals, the collection of the much smaller bones and teeth of rodents, insectivores and bats requires systematical sampling and screening. Regrettably, this was apparently not the case during the excavations at the Große Grotte. The resulting assemblage is small, and thus the biostratigraphical and palaeoenvironmental information derived from it should be regarded with caution.

Remains of small mammals are present in small quantities, and only in layers II–IV (see Tab. 26). Taxonomical determinations were usually based on mandibles showing a M_1 or on isolated M_1. At least six species of small rodents, belonging to four different genera within the family Arvicolidae, are represented in the assemblage: collared lemming (*Dicrostonyx gulielmi*), Norway lemming (*Lemmus lemmus*), vole rat (*Arvicola terrestris*), *Microtus gregalis*, snow vole (*Microtus nivalis*), and common vole/field vole (*Microtus arvalis/agrestis*).

Tab. 26. Identified small-mammal remains from the Große Grotte.

Species	number of specimens		
	layer II	layer III	layer IV
Arvicola terrestris	6	2	–
Dicrostonyx gulielmi	5	2	3
Lemmus lemmus	5	4	4
Microtus arvalis/agrestis	4	3	1
Microtus gregalis	2	–	1
Microtus nivalis	2	–	–
Microtus sp.	7	–	–

Relevant to the biostratigraphical position of the fauna of the Große Grotte is the identification of the *Arvicola* remains. Molars of *Arvicola* from most of the Middle Pleistocene are characterised by a relatively thicker enamel band in the convex side and they are usually assigned to *A. cantiana*. During the late Middle Pleistocene and the Eem Interglacial, the thickness of the enamel in the concave and convex sides is more or less the same. In contrast, the molars from the Große Grotte show a thicker enamel band in the concave side than in the convex one, and are thus indicative of the Late Pleistocene form *A. terrestris* (KOENIGSWALD 1985: 16). Within this Late Pleistocene taxon, two forms can be differentiated: a smaller one, *A. terrestris*, and a larger, chronologically younger, *A. t. antiquus* (KOENIGSWALD 1985: 17); the larger form has also been regarded as a separate species, *A. antiquus* (e.g. STORCH 1973: 117ff., ZIEGLER, in prep.). The measurements from the two M_1 (4.24 mm and 4.26 mm) fall within the upper range of the Late Pleistocene *Arvicola* from southern Germany, but given the overlap in the dimensions of *A. terrestris* and *A. antiquus* (ZIEGLER, in prep.), they cannot be assigned unambiguously to one of the two forms.

The remains of the collared lemming *Dicrostonyx gulielmi* from the last glacial are usually separated into two forms: the chronologically older *D. g. rotundus*, which occurs during the first half of the Würm (i.e. before the glacial maximum), and a later form, *D. g. henseli* (KOENIGSWALD 1985: 14). These subspecies can only be separated by their M^1 and M^2. Since these teeth are not present in the material from the Große Grotte, a subspecific determination of this taxon is not possible. The mean size of the M_1 from the Große Grotte is above that of most *Dicrostonyx* assemblages from the last glacial (Tab. 27). It must remain unclear whether this large size is only a "statistical artifact" due to the small number of specimens, or whether it has some chronological meaning; unambiguous chronological size gradients during the last glacial in southern Germany have not been observed for this species (ZIEGLER, in prep.).

The size of the seven M_1 from *Lemmus* in the Große Grotte leaves no doubt that they belong to the larger *Lemmus lemmus* and not to the smaller forest lemming, *Myopus schisticolor (=Lemmus schisticolor)*. In fact, the mean value for the teeth from Große Grotte is well above that of other south German sites from both the first and the second halves of the Würm glaciation (Tab. 28). However, since only eight teeth were measured, not much significance should be attached to this fact.

Tab. 27. *Dicrostonyx gulielmi*, length of M_1.

Site	n	variability	mean
Gönnersdorf	35	3.28–4.03	3.61
Weinberghöhle C-E	73	2.90–3.90	3.43
Brillenhöhle V	23	3.20–3.90	3.56
Brillenhöhle VI	13	3–3.90	3.58
Brillenhöhle VII	15	3–4.10	3.56
Kogelstein	16	3.28–3.80	3.48
Große Grotte	**7**	**3.30–4.08**	**3.63**
Villa Seckendorff	11	3.20–3.60	3.40

Tab. 28. *Lemmus lemmus*, length of M_1.

Site	n	variability	mean
Weinberghöhle C-E	54	2.70–3.60	3.13
Brillenhöhle V	10	3–3.80	3.32
Brillenhöhle VI	6	2.90–3.50	3.16
Brillenhöhle VII	55	3–4.10	3.36
Kogelstein	7	3.07–3.54	3.33
Große Grotte	**8**	**3.27–3.86**	**3.52**
Villa Seckendorff	17	2.60–3.48	3.14

Tab. 29. *Microtus gregalis*, length of M_1.

site	n	variability	mean
Gönnersdorf	154	2.26–3.24	2.82
Weinberghöhle C-E	123	2.40–3.10	2.80
Brillenhöhle VI	9	2.50–2.90	2.73
Brillenhöhle VII	10	2.40–3	2.75
Kogelstein	83	2.42–3.15	2.77
Große Grotte	**3**	**2.68–2.89**	**2.79**
Villa Seckendorff	82	2.24–3	2.65
Burgtonna-SK	61	2.25–2.88	2.53

Koenigswald (1985: 19ff.) has suggested that the size of *Microtus gregalis* increased from the early to the late Glacial. The length of the three M_1 recovered from the Große Grotte show a mean size close to that from sites belonging in the later Anaglacial and late Glacial (e.g. Kogelstein, Ziegler, in prep.) and they are larger than the mean from the early glacial sites Villa Seckendorff and Burgtonna-SK (Tab. 29). However, the three values still fall within the variation of these early glacial sites.

Among the rodent taxa found in the cave, three are characteristic of the tundra: *Microtus gregalis*, *Dicrostonyx gulielmi* and *Lemmus lemmus*. Together, they comprise almost 60 % (n=26) of the small-mammal remains. *A. terrestris*, represented in the Große Grotte by eight specimens, is nowadays commonly found in banks of streams or lake margins with abundant vegetation. In southern Germany, however, it also inhabits dry areas such as meadows or forests with abundant subterranean food-supply. Therefore, this species must not be indicative of humid habitats (Koenigswald 1985: 17; Ziegler, in prep.). *Mustela nivalis* inhabits nowadays "Felsfluren", and its presence in the assemblage from the Große Grotte is therefore no surprise. Individuals from the group *Microtus arvalis/agrestis* were present in Central Europe in glacial as well as in interglacial periods and thus no palaeoclimatic information can be derived from their presence.

Thus, while the number of remains of small mammals is scant, it does seem to indicate the existence of a largely open landscape. This view is reinforced by the presence of *Mammuthus*, *Coelodonta, Equus* and *Rangifer* among the large mammals. An AMS-date casts doubts on the presence of *Cervus elaphus*, a species often regarded as being suggestive of a more closed, forested landscape, in the Upper Pleistocene thanatocoenose of the Große Grotte (see above). Even if the remaining finds of this taxon do date to the Upper Pleistocene, their presence in such small numbers must not be seen as an indicator of the presence of forest; some red deer populations inhabit nowadays treeless landscapes, such as the Scottish highlands.

In summary, the fauna from the Große Grotte – at least from its upper layers – belongs to a cold episode during the first half of the last Glacial. The large size of *A. terrestris* and *Microtus gregalis* – if indeed real and not only apparent due the reduced number of finds – may suggest a rather late phase within the first half of the Weichsel.

4. Taphonomical considerations

While stone artifacts demonstrate the occupation of the Große Grotte by neanderthals during the Middle Palaeolithic, the extent – if any – to which they must be held responsible for the accumulation of the faunal remains in the cave is far from clear. Many of the carnivore taxa living in Central Europe and elsewhere during the Upper Pleistocene, such as wolves, bears, hyenas, lions, and foxes, are known to have used caves and rock shelters and – to different extents – to accumulate and damage bones (see e.g. Brain 1981; Binford 1981; d'Errico 1991; Haynes 1980, 1983; Lyman 1994; Marean 1991; Selvaggio 1994; Shipman & Rose 1983; Stiner 1998).

Given that the vast majority of the bones from the Große Grotte belong to the cave bear *Ursus spelaeus*, it is important to clarify first how its bones came to be deposited in the cave. The overrepresentation of loose teeth relative to long bones, skulls and axial skeleton, the strong fragmentation of bear bones, and the co-occurrence of bear bones and stone tools – all three occurring in the Große Grotte – have been sometimes regarded as an indication of human hunting and/or ritual behaviour (see e.g. H. BÄCHLER 1957: 131 ff.; EHRENBERG 1935: 76 ff.; 1955: 35 ff.; 1959: 17 ff.). Were the bears in the Große Grotte preyed upon by hominids?

In a series of publications, KOBY argued (e.g. 1943: 59; 1953: 1 ff.) that the fragmentation of bear bones in "bear caves" could be traced back to their exposure to different taphonomic factors, such as trampling and gnawing by bears themselves and other carnivores (on this topic see also ZAPFE 1954: 1 ff.). KOBY coined the term "charriage à sec" for the movement and breakage of the bones prior to their deposition in the sediment.

In a more recent study, it was shown that bears scavenging for meat and/or marrow are capable of fracturing and fragmenting the compact bones of large ungulates (HAYNES 1980: 348) and certainly those of other bears.

The differential survivorship of the different skeletal elements – or parts of elements – exposed to taphonomic factors such as trampling and gnawing depends in large measure on their structural density (LYMAN 1994: 234 ff.). Thus teeth and small, compact bones such as metapodials, carpals, tarsals and phalanges tend to survive in relative higher quantities. It is not surprising that these elements are often the most common in many "bear caves", including the Große Grotte (see above), even those with no apparent sign of human occupation, such as Westbury (ANDREWS & TURNER 1992: 139 ff.) and the "Pasillo" in Cova Eirós (GRANDAL-D'ANGLADE & VIDAL ROMANÍ 1997: 723 ff.). However, at least in the Große Grotte a distinction must be made between the skeletal representation of grown-up animals and that of younger age groups, i.e. juveniles and neonates. In the latter, the proportional representation of bones of the stylopodium and zeugopodium is consistently higher than in grown-ups, while the short bones of the hand and foot are rare. A possible explanation for this pattern is that, due to their smaller size, the long bones of younger animals were buried faster in the sediment and therefore not exposed to the constant trampling and gnawing experienced by the larger bones of adults and subadults. The absence of the very small carpals, tarsals and phalanges in younger age groups is probably due to recovery bias. Alternatively, these elements may be eaten whole by carnivores (TURK & DIRJEC 1997: 108; see below). The scarcity of deciduous teeth other than canines could be also due to recovery bias.

Almost 20 % of the *Ursus* bones show clear gnawing marks, probably made both by bears – identified by the typical rounding of edges (HAYNES 1983: 169) – and by large and small canids – probably wolves and foxes (Tab. 30). Finally, no cut marks were observed on any of the bear bones – or for that matter in any of the bones found at the cave.

Thus the skeletal representation, fragmentation, and mortality pattern (see above) observed in the *Ursus* assemblage from the Große Grotte indicates that the bears – mostly females and their young – used the cave as hibernation den, and perished in the cave in winter. Most individuals probably died of starvation or disease, and a few of old age. In isolated instances, bears – especially young – may have fell victims to predators such as hyenas or wolves. Their remains were scavenged, gnawed, and trampled by conspecifics and other carnivores using the cave.

More difficult is to decide whether the remains of herbivores in the Große Grotte represent the refuse of hominid or of carnivore consumption. Their relative scarcity

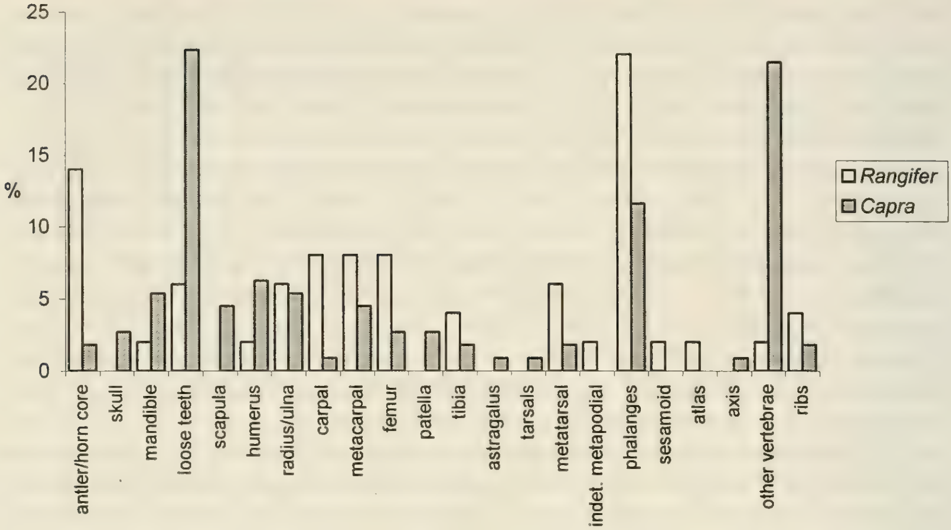


Fig. 13. *Rangifer tarandus* and *Capra ibex*; skeletal distribution.

prevents a reliable analysis of age structure and skeletal representation, which could give some clues about the taphonomic agents involved in their accumulation.

Most of these specimens are very fragmented. In *Capra*, loose teeth and phalanges show the higher frequencies (excluding the vertebrae, most of which belonged to two individuals), while phalanges and antler are the most abundant elements in *Rangifer* (Fig. 13). The presence of relative high frequencies of antlers – both shed and still attached to the skull – is not uncommon in carnivore dens, particularly those of hyaenids (Stiner 1991: 112).

More than 30 % of *Capra* and *Rangifer* bones show gnawing marks, as do four out of six fragments of *Equus* (Tab. 30–31). At any given location, the proportion of bones showing gnawing-damage due to feeding by carnivores depends on several factors such as relative vulnerability of the prey and the size of the feeding group

Tab. 30. Carnivore damage on bones, by species.

Species	gnawed bones (n)	NISP (excluding loose teeth)	gnawed bones (%)
Unidentified	191	2188	8.7
Lepus sp.	7	35	20
Canis lupus	1	8	
Vulpes vulpes & *Alopex*	2	16	
Martes martes	1	1	
Crocuta crocuta spelaea	1	1	
Ursus spelaeus	77	387	19.8
Equus germanicus	4	6	
Cervus elaphus	1	3	
Rangifer tarandus	15	47	31.9
Rupicapra rupicapra	3	5	
Capra ibex	28	89	31.4
Artiodactyla indet.	16	54	29.6

Tab. 31. Carnivore damage and burnt bones, by layer.

layer	gnawed/digested (n)	(%)	burnt (n)	(%)	total fragments in layer
II	77	6.1	75	6.0	1259
III	40	10.8	36	9.7	372
IV	29	20.3	3	2.1	143
V	109	11.0	81	8.2	990
VI	5	10.6	2	4.3	47
VII	46	11.5	34	8.5	401
VIII	19	18.1	3	2.9	105
IX	5	16.1	–	–	31
XI	17	23.3	–	–	73
TOTAL	347	10.1	234	6.8	3421

Tab. 32. Aves, number of specimens by layer
(Identifications by H. Pieper, Kiel, unpublished data).

Species	layer								
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	total
Podicipediformes									
Tachybaptus ruficollis, little grebe	*1*	–	–	–	–	–	–	–	*1*
Anseriformes									
Anatidae indet.	–	*2*	*2*	*5*	–	–	–	–	*9*
Anatinae indet.	–	–	–	–	–	–	–	*1*	*1*
Anas platyrhynchos, mallard	7	–	–	1	–	2	3	3	16
Bucephala clangula, goldeneye	–	–	–	–	–	–	–	1	1
Melanitta nigra, common scoter	*1*	–	–	–	–	–	–	–	–
Falconiformes									
Haliaeetus albicilla, sea eagle	1	–	–	–	–	–	–	–	1
Falco sp.	2	–	1	–	–	–	–	–	3
Falco peregrinus, peregrine	*2*	–	–	–	–	–	–	–	*2*
Galliformes									
*Tetraonidae (*Lagopus vel *Bonasa*)	2	2	1	2	–	–	–	–	*7*
Tetraonidae, small	–	–	–	1	–	–	–	–	1
Lyurus tetrix, black grouse	*2*	–	–	–	–	–	–	–	*2*
?Lyurus tetrix	2	–	–	–	–	–	–	–	2
Strigiformes									
Asio otus, long–eared owl	–	–	–	*2*	–	–	–	–	*2*
Bubo bubo, eagle owl	–	*1*	–	–	–	–	–	–	*1*
Strix aluco, tawny owl	1*	2	–	–	–	–	–	–	3
Passeriformes									
Corvus sp. (*corone*), carrion crow	1	–	–	–	–	–	–	–	1
Corvus monedula, jackdaw	*4*	–	–	*6*	–	–	–	*2*	*12*
Pica pica, magpie	–	–	*3*	–	–	–	–	–	*3*
Corvidae indet.	–	–	–	–	–	–	–	*1*	*1*
Passeriformes indet.	*5*	–	*1*	*4*	–	–	–	–	*10*
Aves indet.	*8*	*1*	*6*	*9*	–	*1*	–	–	*24*
Total	*39*	*8*	*14*	*30*	–	*3*	*3*	*8*	*105*

* *specimen identified by author*

(Haynes 1983: 171). Under certain conditions, no identifiable gnaw damage may be found; in other circumstances, a large proportion of the assemblage may show gnawing marks (Haynes 1983: 171). In any case, 30 % is certainly a high frequency. Wolves are probably to be held largely responsible for the gnawing damage on bones of these ungulates. *Crocuta* must have played an insignificant role – if any – since phalanges, carpals and tarsals of *Capra* and *Rangifer* are relatively abundant; these elements are rare in hyena-accumulated assemblages because they are usually swallowed and digestively destroyed (Lyman 1994: 215).

As mentioned above, none of the specimens shows butchering marks. About 6 % of all specimens were carbonised (n=234). They are, without exception, small unidentified fragments: the weight of all burnt fragments comprises only 1.6 % of the total weight of the assemblage. In his short report about the excavations at the site, Riek (1962: 200) mentions a couple of small hearths in "Planum 1" and "Planum 2". There is no information as to which layer these hearths belong; it is likewise unknown, whether the burnt bones were recovered from these structures. Even assuming that these burnt pieces are a product of hominid activities, they must not represent the bones of prey hunted by Middle Palaeolithic people. They may simply represent bones burnt as a source of heat for cooking or warmth. For this purpose, the abundant bones of bears laying on the cave floor were certainly good enough.

In summary: carnivore species present at the site can be regarded as being autochthonous. Bears used the Große Grotte repeatedly as an hibernation den, but also wolves, foxes, lions, and hyenas visited it, at least occasionally. This is reflected in the breakage and gnawing damage found on the bones. Most of the microfaunal assemblage has its origin in owl pellets, and the owls themselves can be regarded as being an autochthonous element as well. That neanderthals used the cave as well is indicated by the presence of stone and bone artifacts, hearths, and – perhaps – by burnt bone fragments. However, from the remains and information available, there is no way of telling whether the remains of herbivores – mostly ibex and reindeer – fell prey to human or/and non-human hunters.

5. Conclusions

The present analysis of the faunal material from the Große Grotte demonstrated the presence of some species not recorded in the investigation by Wagner (1983), such as wolf (*Canis lupus*), cave lion (*Felis leo spelaea*), and chamoix (*Rupicapra rupicapra*). At the same time, the presence of *Ovis argaloides* (Wagner 1983: 72, 74) can be discounted on morphological grounds.

Quantitatively, *Ursus spelaeus* is by far the main component of the fauna from the Große Grotte, and its remains represent mostly individuals which died in the cave during hibernation. The cave was also used by other carnivores, as their remains and gnawing marks show. While the presence of artifacts testifies to the use of the cave by neanderthals, their role in the accumulation of the faunal remains was probably very limited: a relatively large proportion of the bones shows gnawing marks, whereas not a single butchering mark was recorded. In any event, this fauna cannot be used to explore the subsistence practices of Middle Palaeolithic hominids.

According to the micro- and macrofaunal remains, at least the upper layers (IV–II) were deposited under a cold spell within the first half of the Wuermian Glacial.

6. References

ADAM, K. D. (1975): Die Mittelpleistozäne Säugetier-Fauna aus dem Heppenloch bei Gutenberg (Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **3**: 247 pp., 29 figs., 52 pls., 39 tabs.; Stuttgart.

ALTUNA, J. & MARRIEZKURRENA, K. (1984): Bases de subsistencia de origen animal en el yacimiento de Ekain. – *In*: ALTUNA, J. & MERINO, J. M. (eds.): El yacimiento prehistórico de la cueva de Ekain (Deba, Guipuzcoa), pp. 211–280, 11 figs., 53 tabs.; San Sebastián (Sociedad de Estudios Vascos).

ANDREWS, P. & TURNER, A. (1992): Life and death of the Westbury bears. – Ann. Zool. Fennici, **28**: 139–149, 6 figs., 5 tabs.; Helsinki.

ARGANT, A. (1991): Carnivores quaternaires de Bourgogne. – Doc. Lab. Géol. Lyon, **115**: 282 pp., 9 pls., 39 figs., 89 tabs.; Lyon.

BACHOFEN-ECHT, A. (1931): Fährten und andere Lebensspuren. – *In*: ABEL, O. & KYRLE, G. (eds.): Die Drachenhöhle bei Mixnitz, pp. 711–718; Wien (Österr. Staatsdruckerei).

BÄCHLER, H. (1957): Die Altersgliederung der Höhlenbärreste im Wildkirchli, Wildenmannlisloch und Drachenloch. – Quartär, **9**: 131–146, 1 pl.; Bonn.

BINFORD, L. R. (1981): Bones: ancient men and modern myths. – New York (Academic Press).

BISHOP, M. J. (1982). The Mammal Fauna of the Early Middle Pleistocene cavern infill site of Westbury-Sub-Mendip, Somerset. – Special Papers in Palaeontology, **28**: 1–108, 6 pls., 50 tabs., 47 figs.; London.

BOESSNECK, J. & VON DEN DRIESCH, A. (1973): Die jungpleistozänen Tierknochenfunde aus der Brillenhöhle. – *In*: RIEK, G.: Das Paläolithikum der Brillenhöhle bei Blaubeuren. – Forsch. u. Ber. Vor- Frühgesch. Baden-Württ., **4/2**: 1–105, 17 pls., 48 tabs.; Stuttgart.

BOESSNECK, J., MÜLLER, H. H. & TEICHERT, M. (1964): Osteologische Unterscheidungsmerkmale zwischen Schaf (*Ovis aries* LINNÉ) und Ziege (*Capra hircus* LINNÉ). – Kühn Archiv, **78**: 1–129, many figs.; Berlin.

BRAIN, C. K. (1981): The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy. – Chicago (Chicago University Press).

DAYAN, T., SIMBERLOFF, D., TCHERNOV, E. & YOM-TOV, Y. (1991): Calibrating the paleothermometer: climate, communities and the evolution of size. – Paleobiology, **17**: 189–199, 1 tab.; Chicago.

DELPECH, F. (1983): Les faunes du Paléolithique supérieur dans le sud-ouest de la France. – Cahiers du Quaternaire, **6**; Paris.

D'ERRICO, F. (1991): Comments on "The cultural significance of Grotta Guattari reconsidered". – Current Anthropology, **32**: 127–128; Chicago.

DIETRICH, W. O. (1945): Nashornreste aus dem Quartär Deutsch-Ostafrikas. – Palaeontographica, **96**: 45–90, 1 fig., pls. 13–19; Stuttgart.

DITTRICH, L. (1960): Milchgebißentwicklung und Zahnwechsel beim Braunbären (*Ursus arctos* L.) und anderen Ursiden. – Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch, **101**: 1–141, 27 figs., many tables; Leipzig.

DRIESCH, A. VON DEN (1976): A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. – Peabody Museum Bulletin, **1**. 136 pp., 62 figs.; Cambridge/Mass.

DUBOIS, A. & STEHLIN, H.-G. (1933): La grotte de Cotencher, station Moustérienne. – Mém. Soc. paléont. Suisse, **52**: 1–178; Bâle.

EHRENBERG, K. (1931). Über die ontogenetische Entwicklung des Höhlenbären. – *In*: ABEL, O. & KYRLE, G. (eds.): Die Drachenhöhle bei Mixnitz. pp. 624–710; Wien (Österr. Staatsdruckerei).

– (1935): Die Pleistozaenen Baeren Belgiens II. Teil: Die Baeren vom „Trou du Sureau" (Montaigle). – Mém. Mus. roy. d'Hist. nat. d. Belg., **71**: 1–97, 6 pls.; Bruxelles.

– (1935): Über Höhlenbären und Bärenhöhlen. – Abh. zool.-bot. Ges. Wien, **95**: 19–41, 1 pl.; Wien.

– (1939): Untersuchungen über *Hyaena spelaea* Goldf. – Paläont. Z., **21**: 107–118; Berlin.

EHRENBERG, K. & KERNERKNECHT, S. (1940): Die Fuchs- oder Teufelslucken bei Eggenburg, part II: Die Höhlenhyäne, 2. Die Wirbelsäule. – Abh. zool.-bot. Ges. Wien, **17**: 131–191, pls. 19–21, 7 tabs.; Wien.

FORSTEN, A. (1993): Size decrease in Late Pleistocene-Holocene caballoid horses (Genus *Equus*), intra- or interspecific evolution? A discussion of the alternatives. – Quaternary International, **19**, 71–75, 2 figs.; London.

FORSTEN, A. & ZIEGLER, R. (1995): The horses (Mammalia, Equidae) from the early Wuermian of Villa Seckendorff, Stuttgart-Bad Cannstatt, Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **224**, 22 pp., 1 pl., 10 figs., 6 tabs.; Stuttgart.

GARGETT, R. (1996): Cave bears and modern human origins: the spatial taphonomy of Pod Hradem cave, Czech Republic; Lanham, New York & London (University Press of America).

GRANDAL-D'ANGLADE, A. & VIDAL ROMANÍ, J.-R. (1997): A population study on the cave bear (*Ursus spelaeus* Ros.-Hein.) from Cova Eirós (Triacastela, Galicia, Spain). – Geobios, **30**: 723–731, 7 figs., 3 tabs.; Lyon.

GROISS, J. TH. (1996): Der Höhlentiger *Panthera tigris spelaea* (GOLDFUSS). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **7**: 399–414, 12 figs.; Stuttgart.

GROSS, C. (1992): Das Skelett des Höhlenlöwen (*Panthera leo spelaea* Goldfuss, 1810) aus Siegsdorf/Ldkr. Traunstein im Vergleich mit anderen Funden aus Deutschland und den Niederlanden. – Diss. Univ. München. 9 pls., 10 figs., 7 diags., 14 tabs.; München.

HAHN, J. (1993): Erkennen und Bestimmen von Stein- und Knochenartefakten: Einführung in die Artefaktmorphologie. 398 p., 113 figs.; Tübingen (Archaeologica Venatoria).

HAYNES, G. (1980): Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and recent mammalian bones. – Paleobiology **6**: 341–351, 16 figs.; Chicago.

– (1983): A guide for differentiating mammalian carnivore taxa responsible for gnaw damage to herbivore limb bones. – Paleobiology, **9**: 164–172, 10 figs., 2 tabs.; Chicago.

HEMMER, H. (1977): Die Carnivorenreste (mit Ausnahme der Hyänen und Bären) aus den jungpleistozänen Travertinen von Taubach bei Weimar. – Quartärpaläontologie, **2**: 379–387, pls. 43–44, 3 figs., 4 tabs.; Berlin.

JAKUBIEC, Z. (1993): *Ursus arctos* Linnaeus 1758 – Braunbär. – *In*: STUBBE, M. & F. KRAPP (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas, Band 5/I: 254–300; Wiesbaden (Aula).

KERNERKNECHT, S. (1940): Die Fuchs- oder Teufelslucken bei Eggenburg, II. Teil: Die Höhlenhyäne, 3. Das Gliedmaßenskelett. – Abh. zool.-bot. Ges. Wien, **17**: 192–301, 5 pls., 11 tabs.; Wien.

KOBY, F. (1949): Le dimorphisme sexuel des canines d'*Ursus arctos* et d'*U. spelaeus*. – Rev. Suisse de Zool., **56**: 675–687, 1 fig., 4 tabs.; Genève.

– (1953): Les paléolithiques ont-ils chassé l'ours des cavernes? – Actes Soc. Jurass. Emul., **57**: 1–48

– (1958): Ostéologie de la Chèvre Fossile des Pyrénées (*Capra pyrenaica* Schinz). – Ecl. geol. Helv., **51**: 475–480; Basel.

– (1959): Contribution au diagnostic osteologique différentiel de *Lepus timidus* LINNÉ et *L. europaeus* PALLAS. – Verh. naturforsch. Ges. Basel, **70**: 19–44; Basel.

KOBY, F. & FRITZ, E. (1950): Les proportions des métacarpiens et des phalanges de la main d'*Ursus spelaeus*. – Eclogae geol. Helv., **43**: 288–289; Basel.

KOENIGSWALD, W. V. (1985): Die Kleinsäuger aus der *Allactaga*-Fauna von der Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Cannnstatt aus dem frühen letzten Glazial. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **110**: 40 pp., 2 pls., 39 figs.; Stuttgart.

KURTÉN, B. (1958): Life and death of the Pleistocene cave bear. – Acta zoologica Fennica, **95**: 1–59, 8 figs., 17 tabs.; Helsinki.

– (1959): On the bears of the Holsteinian interglacial. – Stockholm Contributions in Geology, **2**: 73–102, 1 pl., 9 figs., 8 tabs.; Stockholm.

– (1976): The cave bear story. 163 pp.; New York (Columbia University Press).

LEHMANN, U. (1954): Die Fauna des „Vogelherds" bei Stetten ob Lontal (Württemberg). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **99**: 33–146, 4 pls., 7 figs., and many tables; Stuttgart.

LISTER, A. (1989): Rapid dwarfing of red deer on Jersey in the Last Interglacial. – Nature, **342**: 539–542; 3 figs., 1 tab.; London.

LYMAN, R. L. (1984): Vertebrate taphonomy. 524 pp., many figs. and tabs.; Cambridge (Cambridge University Press).

MCFARLANE, D. A., MACPHEE, R. D. & FORD, D. C. (1998): Body size variability and a Sangamonian extinction model for *Amblyrhiza*, a West Indian megafaunal rodent. – Quaternary Research, **50**: 80–89, 5 figs., 2 tabs.; Washington.

MAREAN, C. W. (1991): Measuring the post-depositional destruction of bone in archaeological assemblages. – Journal of archaeological Science, **18**: 677–694.

MUSIL, R. (1965): Die Bärenhöhle Pod Hradem. Die Entwicklung der Höhlenbären im letzten Glazial. – Anthropos, **18**: 7–92, 12 pls., 38 figs., 21 tabs.; Brno.

RIEK, G. (1962): Fundbericht „Große Grotte". – Fundberichte aus Schwaben, **16**: 199–200; Stuttgart.

RODE, K. (1935): Untersuchungen über das Gebiß der Bären. – Monogr. Geol. u. Paläont., Ser. II, 7, 162 pp., 8 pls., 24 figs., 59 tabs.; Leipzig.

SCHÜTT, G. (1969): Die Jungpleistozäne Fauna der Höhlen bei Rübeland im Harz. – Quartär, 20: 79–125, pls. 3–5; Bonn.

SELVAGGIO, M. M. (1994): Carnivore tooth-marks and stone tool butchery marks on scavenged bones: archaeological implications. – Journal of human Evolution, **27**: 215–228, 4 figs., 4 tabs.; London.

SHIPMAN, P. & ROSE, J. (1983): Early hominid hunting, butchering, and carcass-processing behaviors: approaches to the fossil record. – Journal of anthropological Archaeology, **2**: 57–98; New York.

STINER, M. (1991): The faunal remains from Grotta Guattari: A taphonomic perspective. – Current Anthropology, **32**: 103–117, 10 figs., 7 tabs.; Chicago.

– (1998): Mortality analysis of Pleistocene bears and its palaeoanthropological relevance. – Journal of human Evolution, **34**: 303–326, 7 figs., 3 tabs.; London.

STORCH, G. (1973): Jungpleistozäne Kleinsäugerfunde (Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Rodentia) aus der Brillenhöhle. – *In*: RIEK, G.: Das Paläolithikum der Brillenhöhle bei Blaubeuren. – Forsch. u. Ber. Vor- Frühgesch. Baden-Württ., **4/2**: 106–120, 41 figs., many tabs.; Stuttgart.

STUBBE, M. (1993): Gattung *Martes* Pinel, 1792. – *In*: STUBBE, M. & F. KRAPP (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas, Band 5/I. 370–373; Wiesbaden (Aula).

TORRES PEREZ-HIDALGO T. (1984): El oso de las cavernas (*Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth) de los niveles inferiores de Ekain. – *In*: ALTUNA, J. & J. M. MERINO: El yacimiento prehistorico de la cueva de Ekain (Deba, Guipuzcoa). 297–316, 1 pl. 36 figs., 45 tabs.; San Sebastián.

TORRES PEREZ-HIDALGO, T., COBO RAYAN, R., & SALAZAR RINCON, A. (1991): La población de oso de las cavernas (*Ursus spelaeus parvilatipedis* n. ssp.) de Troskaeta'ko-Kobea (Ataun-Guipuzkoa) (Campañas de excavación de 1987 y 1988). – Munibe, **43**: 3–85, 12 pls., 85 figs., 56 tabs.; San Sebastián.

TURK, I. & DIRJEC, J. (1997): Taxonomic and taphonomic survey of mammal macrofauna. – *In*: TURK, I. (ed.): Mousterian bone flute and other finds from Divje Babe I cave site in Slovenia. Pp. 99–113, 8 figs., 1 tab.; Lubljana.

UERPMANN, H.-P. (1972): Tierknochenfunde und Wirtschaftsarchäologie. Eine kritische Studie der Methoden der Osteo-Archäologie. – Arch. Informationen, **1**: 9–27; Bonn.

VALKENBURG, B. VAN (1990): Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. – *In*: DAMUTH, J. & MACFADDEN B. J. (eds.): Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications. pp. 181–205, 7 figs., 4 tabs.; Cambridge (Cambridge University Press).

VARTANYAN, S. L., GARUTT, V. E. & SHER, A. V. (1993): Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic. – Nature, **362**: 337–340, 3 figs., 1 tab.; London.

WAGNER, E. (1983): Das Mittelpaläolithikum der Großen Grotte bei Blaubeuren (Alb-Donau-Kreis). – Forsch. u. Ber. Vor-Frühgesch. Baden-Württ., **16**, 85 pp., 78 pls., 16 figs.; Stuttgart.

WEBB, E. (1988): Interpreting the faunal debris found in central European sites occupied by Neandertals. – *In*: WEBB, E. (ed.): Recent developments in environmental analysis in Old and New World Archaeology, pp. 79–104; Oxford (B.A.R.).

WEINSTOCK, J. (1998): Late Pleistocene reindeer populations in Central and Western Europe: an osteometrical study of *Rangifer tarandus*. – Diss. Univ. Tübingen.

– (1999): Geographical variation of reindeer (*Rangifer tarandus*) in Europe during the Late Glacial (ca. 13–10 ky BP). – *In*: BENECKE, N. (ed.): The Holocene history of the European vertebrate fauna: modern aspects of research. pp. 283–294; Rahden/Westfalen (M Leidorf).

WOLSAN, M. (1993): *Mustela putorius* Linnaeus, 1758 – Waldiltis, Europäischer Iltis, Iltis. – *In*: STUBBE, M. & F. KRAPP (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas, Band 5/I. 699–769; Wiesbaden (Aula).

ZAPFE, H. (1954): Beiträge zur Erklärung der Entstehung von Knochenlagerstätten in Karstspalten und Höhlen . – Geologie, Beih. **12**: 1–60, 1 pl., 12 figs.; Berlin.

ZIEGLER, R. (1994): Löwen aus dem Eiszeitalter Süddeutschlands. – *In*: Der Löwenmensch, Tier und Mensch in der Kunst der Eiszeit. pp. 46–51, 5 figs.; Sigmaringen (Thorbecke Verlag).

– (1996): Die Großsäuger aus der Frühwürm-zeitlichen Fauna von der Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad-Cannstatt. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **237**: 67 pp., 7 pls., 2 figs., 28 tabs.; Stuttgart.

Address of the author:

Dr. Jaco Weinstock, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Plate 1

Ursus spelaeus ROSENMÜLLER & HEINROTH

Fig. 1. Deciduous canine with resorbed root; SMNS 34110.122. – Ca. x1.5.
Fig. 2. Deciduous canine with resorbed root; SMNS 34110.121. – Ca. x1.5.
Fig. 3. Deciduous canine with resorbed root; SMNS 34110.128. – Ca. x1.5.
Fig. 4. Mandible with canines and P_4-M_3, pre-P_4 alveolus only in dext.; occlusal; SMNS 34070.58, 34110.141; left and right originally described as coming from different layers. – Ca. x0.25.
Fig. 5. Humerus dext. juvenile; SMNS 34127.5; – Ca. x0.75.
Fig. 6. Humerus dext. infantile/juvenile; SMNS 34110.164; – Ca. x0.75.
Fig. 7. Humerus dext. newborn; SMNS 34123.7; – Ca. x0.75.
Fig. 8. Humerus dext. newborn; SMNS 34123.11; – Ca. x0.75.
Fig. 9. Humerus dext. newborn; SMNS 34110.167; – Ca. x0.75.

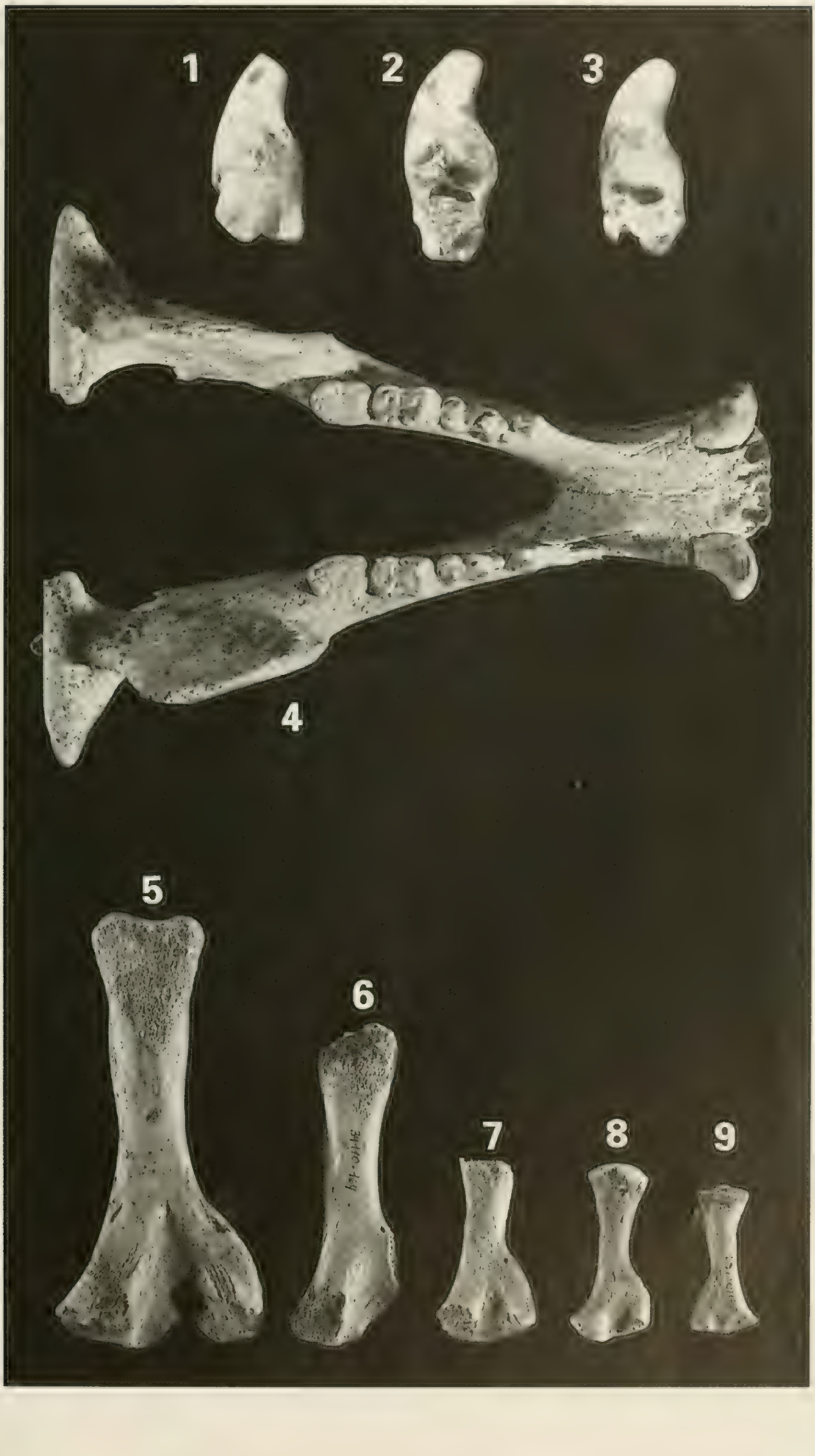

1
2
3
4
5
6
7
8
9

Plate 2

Ursus spelaeus Rosenmüller & Heinroth

Fig. 1. Calcaneus dext.; dorsal; SMNS 34131.9.
Fig. 2. Astragalus dext.; dorsal; SMNS 34131.10.
Fig. 3. Os tarsale quartum dext.; dorsal; SMNS 34131.6.
Fig. 4. Os tarsi centrale dext.; dorsal; SMNS 34131.5.
Fig. 5. Os tarsale tertium dext; dorsal; SMNS 34131.7.
Fig. 6. Os tarsale secundum dext; dorsal; SMNS 34131.23.
Fig. 7. Os tarsale primum dext; dorsal; SMNS 34131.8.
Fig. 8. Metatarsus V proximal end and diaphysis dext.; dorsal; SMNS 34131.4.
Fig. 9. Metatarsus IV proximal end and diaphysis dext.; dorsal; SMNS 34131.3.
Fig. 10. Metatarsus III dext.; dorsal; SMNS 34131.2.
Fig. 11. Metatarsus II proximal end and diaphysis dext.; dorsal; SMNS 34131.1.

All figures ca. x0.75.

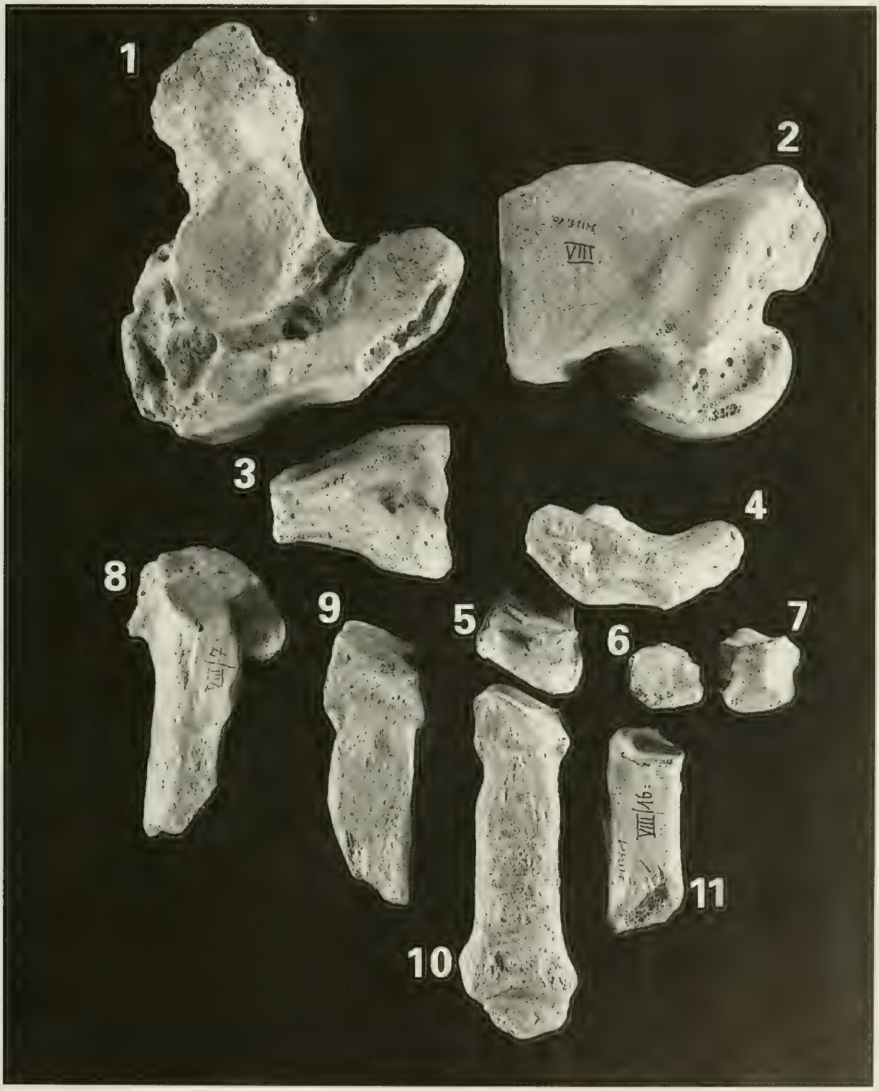

1
2
3
4
8
9
5
6
7
10
11

Plate 3

Panthera leo spelaea (Goldfuss)

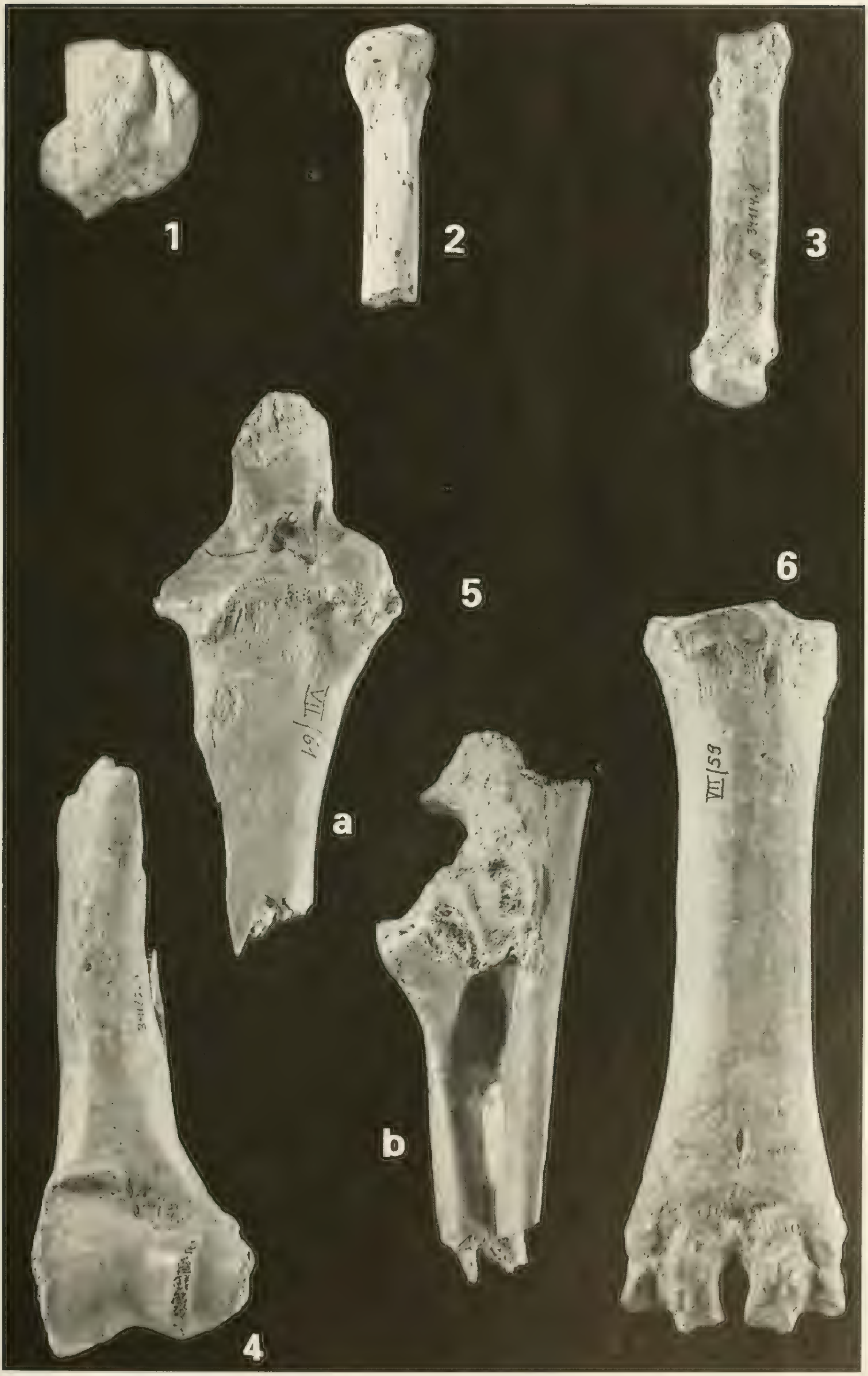
Fig. 1. Metacarpus V proximal end dext.; cranial; SMNS 34099.1. – Ca. x1.0.
Fig. 2. Metatarsus IV proximal end and diaphysis sin.; dorsal; SMNS 34. – Ca. x0.5.

Crocuta crocuta spelaea (Goldfuss)

Fig. 3. Metatarsus II sin.; SMNS 34114.1. – Ca. x0.75.

Capra ibex Linnaeus

Fig. 4. Humerus distal end and diaphysis sin.; SMNS 34125.7. – Ca. x0.75.
Fig. 5. Radius/Ulna proximal end and diaphysis sin.; a. dorsal, b. lateral; SMNS 34125.8. – Ca. x0.75.
Fig. 6. Metacarpus sin.; SMNS 34125.6. – Ca. x0.75.


1
2
3
5
6
a
b
4
VII/61
VII/59

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 278	175 pp., 4 pls., 54 figs.	Stuttgart, 30. 12. 1999

Comparative osteology of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER, 1828) from the Middle Triassic (Lettenkeuper: Longobardian) of Germany (Baden-Württemberg, Bayern, Thüringen)

By Rainer R. Schoch, Stuttgart

With 4 plates and 54 textfigures

Abstract

Mastodonsaurus giganteus, the most abundant and giant amphibian of the German Lettenkeuper, is revised. The study is based on the excellently preserved and very rich material which was excavated during road construction in 1977 near Kupferzell, Northern Baden-Württemberg. It is shown that there exists only one diagnosable species of *Mastodonsaurus*, to which all Lettenkeuper material can be attributed. All finds from other horizons must be referred to as Mastodonsauridae gen. et sp. indet. because of their fragmentary status. A second, definitely diagnostic genus of this family is *Heptasaurus* from the higher Middle and Upper Buntsandstein. Finally a diagnosis of the family Mastodonsauridae is provided.

A detailed osteological description of *Mastodonsaurus giganteus* reveals numerous unknown or formerly inadequately understood features, yielding data on various hitherto poorly known regions of the skeleton. The sutures of the skull roof, which could be studied in detail, are significantly different from the schemes presented by previous authors. The endocranium and mandible are further points of particular interest. The palatoquadrate contributes a significant part to the formation of the endocranium by an extensive and complicated epipterygoid. The neurocranium is dominated by the exoccipital, otic, and several portions of the sphenethmoid. For the first time the stapes is found in articulation and uncompressed. The mandible is slender and bears a massive postglenoid area, and the symphyseal area is extended to accommodate giant tusks. The prearticular forms a pronounced process anterior to the glenoid facet.

The axial skeleton is strongly ossified. It consists of massive, cylindrical intercentra that tend to be lower towards the tail and which have a dorsal incisure for the chorda, further it contains paired pleurocentra which are set in facets of the neural arch and intercentrum, and finally it bears low neural arches possessing posteriorly inclined, short and unfinished processus spinosi and broad, laterally extended transverse processes. The costal apparatus is wide, bearing broadened ribs in the anterior and middle part of the trunk which are strengthened by two different uncinate processes. While in the trunk these processes disappear tailwards, the tail base and anterior tail proper again bear wide ribs with marked processes.

Doctoral dissertation Univ. Tübingen 1998.

SMITHSONIAN
APR 12 2000

The girdles and appendages are well represented in the Kupferzell material, with the exception of the pes; because of their disarticulated state their original arrangement has to be reconstructed. The dermal bones of the pectoral girdle consist of broad and flattened claviculae and a wide, rhomboidal interclavicle which has, as is typical of capitosaurs, a stilette-like anterior process with a broadened tip. The ontogeny of the cleithrum and scapulocoracoid is documented in detail. Scapula and coracoid are separate at first, but later in development fuse to give a compound ossification, whose coracoid portion tends to increase in area. In addition the geometry and surface of the glenoid facet changes during ontogeny. The humerus is relatively slender and long, yet poorly differentiated with respect to most other temnospondyls. Only in the largest specimens are there definite epicondyles and a faint supinator process. Radius and ulna are well differentiated and elongate, and the manus consists mainly of slender metacarpals and phalanges. In the pelvic girdle the ilium is slender and low, with an acetabulum that enlarged during later development. The ischium is small and remains poorly differentiated. In larger specimens it appears to fuse with the pubis which is still unknown as isolated element. The femur is slender, elongate, and differentiated, whereas the lower leg gains less than half the length of the upper leg and has a rudimentary structure.

Finally open questions and problems regarding the reconstruction of the whole skeleton are discussed. This involves a clarification of the methods used and a discussion of the lines of evidence. A complete yet still partially provisional restoration of the skeleton of *Mastodonsaurus giganteus* gives an animal similar to a gigantic salamander. *Mastodonsaurus* was most similar to cryptobranchid salamanders in its bodily proportions such as the relative length of the trunk and tail, as well as the considerable breadth and flattness of the rib cage.

Zusammenfassung

Mastodonsaurus giganteus, das häufigste und größte Amphib der europäischen Mitteltrias, wird eingehend revidiert. Die Untersuchung geht aus von dem hervorragend erhaltenen und sehr umfangreichen Material, das beim Autobahnbau 1977 bei Kupferzell geborgen wurde. Im Lettenkeuper existiert nur eine diagnostizierbare Art von *Mastodonsaurus*, während die fragmentarischen Funde aus anderen Formationen lediglich der Familie Mastodonsauridae zugeordnet werden können. Die zweite, gegenwärtig faßbare Gattung dieser Familie ist *Heptasaurus*, die auf den höheren Mittleren und Oberen Buntsandstein beschränkt bleibt. Die taxonomische Revision schließt mit einer Diagnose der Mastodonsauridae.

Im Rahmen einer detaillierten osteologischen Untersuchung von *Mastodonsaurus giganteus* werden zahlreiche neue Merkmale beschrieben und viele, bisher unzureichend verstandene Regionen des Skeletts vorgestellt und rekonstruiert. Die Suturen im Schädeldach können dank der guten Erhaltung der Kupferzeller Funde erstmals genau erfaßt werden; sie weichen in einigen Punkten erheblich von den Schemata früherer Bearbeiter ab. Das Endocranium und die Mandibel von *Mastodonsaurus* bilden weitere Schwerpunkte. Das Palatoquadratum ist mit einem ausgedehnten und kompliziert gebauten Epipterygoid wesentlich an der Gestaltung des Endocranium beteiligt. Im knöchernen Neurocranium dominieren das Exoccipitale, das Oticum sowie verschiedene Portionen des Sphenethmoid; der Stapes wird erstmals unverdrückt und in Artikulation vorgefunden und vorgestellt. Im Unterkiefer, der sehr niedrig ist und eine massive, langgestreckte Postglenoid-Region besitzt, dominieren riesige Fangzähne in der verbreiterten Symphyse. Ein hoher, allometrisch positiv wachsender Fortsatz des Praearticulare bildet eine knöcherne Sperre unmittelbar vor dem Unterkiefergelenk.

Das Axialskelett ist stark verknöchert. Es besteht aus massiven, kurz-zylindrischen Intercentra, die zur Cauda hin niedriger werden und eine Inzisur für die Chorda aufweisen, weiterhin enthält es paarige Pleurocentra, die in Facetten des Neuralbogens und des Intercentrum eingelassen sind, und schließlich die Bögen selbst, die niedrig sind, mit nach hinten geneigten Dornfortsätzen und breit nach lateral vorgreifenden Transversalfortsätzen. Der Rippenkorb ist breit, im vorderen und mittleren Rumpf aus kräftigen Rippen bestehend, die mehrere Uncinat-Fortsätze tragen können. Diese werden im hinteren Rumpfabschnitt kürzer und verschwinden schließlich ganz, während im Schwanzskelett die Rippen erneut größer sind und auch dort blatt- bis stilettförmige Uncinat-Fortsätze tragen.

Die Gürtel und Extremitäten sind bis auf das Fußskelett gut dokumentiert, müssen jedoch weitgehend anhand disartikulierter Reste rekonstruiert werden. Der hautknöcherne Schultergürtel besteht aus breiten, großflächigen Claviculae und einer breitrhombischen Interclavicu-

la, die den für Capitosaurier typischen, vorne verbreiterten anterioren Fortsatz trägt. Die Ontogenese des Cleithrum sowie der ersatzknöchernen Elemente läßt sich im Detail verfolgen. Die Scapula und das Coracoid sind anfangs getrennt und verschmelzen später suturlos, wobei sich der Coracoid-Anteil stark medial ausdehnt. Auch die Glenoidfacette erweitert und verkompliziert sich im Zuge der späteren Ontogenese. Der Humerus ist anfangs verhältnismäßig schlank, insgesamt relativ lang und bis in das hohe Alter von rudimentärer Gestalt verglichen mit den meisten anderen Temnospondylen; erst bei den größten Individuen bilden sich die Condyli an seinem Distalende sowie ein schwacher Supinatorfortsatz. Radius und Ulna sind lang und differenziert, und das Handskelett besteht aus überwiegend schlanken Metacarpalia und Phalangen. Im Beckengürtel findet sich ein niedriges und schlankes Ilium, dessen Anteil am Acetabulum sich im Alter vergrößert. Das Ischium ist klein und bleibt zeitlebens wenig differenziert; bei größeren Tieren scheint es mit dem Pubis, das bisher isoliert nicht bekannt ist, verschmolzen zu sein. Das Femur ist schlank, langgestreckt und differenziert, während Tibia und Fibula weniger als halb so lang werden und rudimentär bleiben.

Die Untersuchung schließt mit der Besprechung offener Fragen und Probleme bei der Rekonstruktion des Gesamtskeletts. Dabei werden getrennt nach einzelnen Regionen die wesentlichen Schritte bei der Rekonstruktion des Rumpfes und der Extremitäten behandelt. Eine in Abschnitten sicherlich noch vorläufige Gesamtrekonstruktion ergibt für *Mastodonsaurus giganteus* die Gestalt eines Salamander-artig langgestreckten Tieres, die in einigen Punkten – etwa der relativen Länge von Rumpf und Schwanz, der Breite des Brustkorbes und dem hohen Grad der Abflachung – dem Habitus rezenter Asiatischer Riesensalamander (Cryptobranchiden) am nächsten kommt.

Contents

1. Introduction 4
  1.1. Outline of study 6
  1.2. Stratigraphical range and geographical occurrence 6
  1.3. Lithology and fauna of the Kupferzell Fossil-Lagerstätte 12
  1.4. Material examined 14
    1.4.1. *Mastodonsaurus giganteus* 14
    1.4.2. Temnospondyl material studied for comparative purposes 18
  1.5. Institutional abbreviations 18
2. Taxonomy of *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger, 1828) 19
  2.1. Discovery and first assignment of finds 19
  2.2. Identification of the Kupferzell specimens 20
  2.3. Taxonomic status of Mastodonsauridae 22
3. Comparative osteology 29
  3.1. Cranial anatomy 29
    3.1.1. General structure 29
    3.1.2. Skull roof 31
    3.1.3. Palatal dermal elements 44
    3.1.4. Occiput 56
    3.1.5. Palatoquadrate ossifications 59
    3.1.6. Neurocranium 64
    3.1.7. Mandible 74
  3.2. Postcranial anatomy 90
    3.2.1. Historical sketch 90
    3.2.2. General structure 91
    3.2.3. Axial skeleton 93
    3.2.4. Appendicular skeleton 117
4. Reconstruction of skeleton 138
  4.1. Introduction 138
  4.2. Problems and open questions 139
  4.3. Lines of evidence 140
  4.4. Reconstruction 140
    4.4.1. Threedimensional structure of mandible 140
    4.4.2. The structure of the occiput and its articulation with the atlas 141

4.4.3. Structure of the vertebral segment 142
4.4.4. The sequence of intercentra through the axial skeleton 143
4.4.5. The sequence of rib types through the axial skeleton 145
4.4.6. Structure and length of the tail 146
4.4.7. Appendicular skeleton 147
4.4.8. The skeleton as a whole 147
6. References 153
Glossary of anatomical terms 161

1. Introduction

In 1824, G. F. Jaeger was the first to mention finds of giant bones from Triassic strata resembling those of salamanders. These were collected in an alum mine at Gaildorf near Schwäbisch Hall in northern Baden-Württemberg. Jaeger's brief note – written in Latin – was succeeded by a more informative and illustrated account on the material (Jaeger 1828), and basing on a tooth and a piece of a large occiput he erected two genera – *Mastodonsaurus* and *Salamandroides*. The first name, a greek translation for 'wart-toothed lizard', referred to the worn-off tip of a giant tooth from Gaildorf, while the second pointed at the resemblance to extant amphibians, notably salamanders, which have similar-shaped occipital condyles.

Several publications, most of them being brief notes, followed (for details see synonymy list), among them the first diagnostic characterization of this species which is now called *Mastodonsaurus giganteus*. Owen (1841) compared the Gaildorf material with teeth encountered in the Upper Triassic Warwick Sandstone of Southern England. His studies of dental fine structure were an important contribution to the understanding of early tetrapod teeth, as he was the first to publish on the labyrinthic infolding of the dentine and enamel. This culminated in the birth of the name 'Labyrinthodontes', giving rise to a long-used, though nowadays somewhat outdated expression for certain large early tetrapods (labyrinthodonts). Meyer in Meyer & Plieninger (1844) replied to Owen by emphasizing his earlier yet unpublished discovery of the labyrinthic infolding in *Mastodonsaurus*, and he believed the animal to be a reptile ('Saurus') rather than an amphibian ('Batrachus'). Meyer therefore supported the name *Mastodonsaurus* in favour of *Salamandroides* (cf. Jaeger 1828; Alberti 1834), *Batrachosaurus* (Muenster 1834), or *Labyrinthodon* (Owen 1841). Even though Meyer was wrong in his understanding of *Mastodonsaurus* as an amniote (as we may translate his concept into modern terms), he and Plieninger (1844) gave a first detailed overview on the morphology of the skull and certain presacral bones. Meyer in particular added an interesting discussion in which he compared the cranial anatomy of *Mastodonsaurus* with many Recent forms; these investigations doubtlessly stand as a masterpiece of early comparative anatomy until the present day, and they are unparalleled by all subsequent authors.

Quenstedt (1850), following earlier arguments of Jaeger (1828) and others, finally explicitly argued for the amphibian nature of the labyrinthodont finds. It remains unclear whether the weight of Quenstedt's and Owen's authorities, or the strength of their arguments at the end resulted in the broad consensus on this question recognised after 1870.

E. Fraas (1889), F. v. Huene (1922), Wepfer (1922a, b, 1923 a), and finally Pfannenstiel (1932) successively added new and more detailed information on cranial

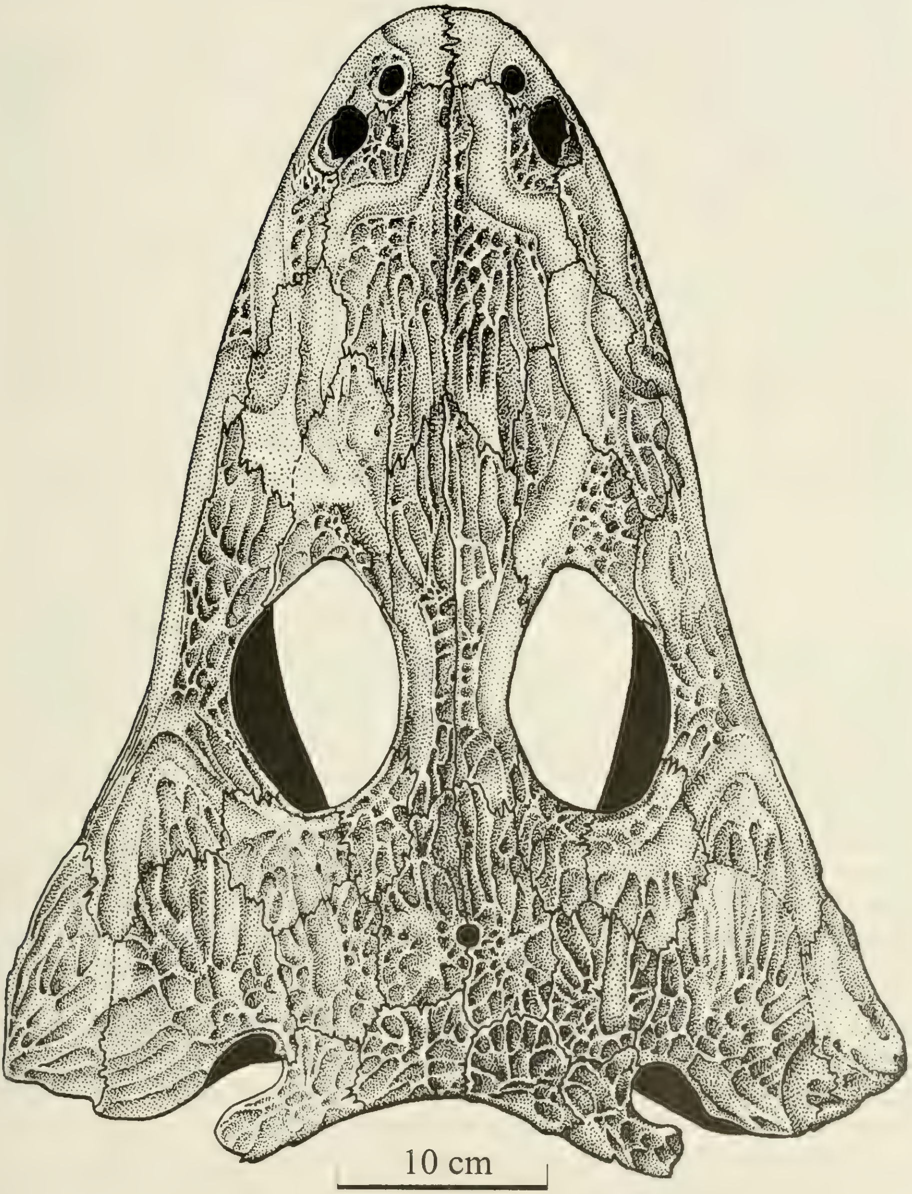


Fig. 1. Skull of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER, 1828) in dorsal view (SMNS 54675; see also plate 2). Note the pronounced sculpturing of the dermal bones, the asymmetrical sutures, and the characteristic shape and large size of the orbits. The small openings anterior to the nares accommodated large tusks located on the mandibular symphysis.

and postcranial anatomy of the genus *Mastodonsaurus* (sensu lato), referring to material from Gaildorf and other Lettenkeuper localities (*M. giganteus*), as well as new material from the Upper Buntsandstein (*M. cappelensis* Wepfer, 1923), which was later assigned to the new genus *Heptasaurus* (Säve-Söderbergh 1935).

Quite recently, rich and exceptionally well preserved material of *Mastodonsaurus giganteus* was discovered near the small town Kupferzell in Hohenlohe, northern Württemberg, during road works (Bundesautobahn 6, Heilbronn-Nürnberg) which transsected fossiliferous Lettenkeuper strata in spring, 1977. However, without the trained eyes of the engaged amateur collector Johann G. Wegele, as well as the skilled and determined acting of the curator Dr. Rupert Wild (and many other individuals then employed at the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) the finds would not have been recovered in this quantity and completeness. The excavation yielded more than twenty good skulls and thousands of single bones from all parts of the body. The quality of this material is optimally suited not only for a redescription of *Mastodonsaurus*, but also for detailed studies on the structure of the skeleton of large temnospondyls in general. It is fortunate that this historically so important species can be the focus of a detailed reinvestigation of stereospondyl amphibians, which form an important yet still little understood element in Triassic terrestrial ecosystems.

1.1. Outline of study

This study has three main interests: (1) a taxonomic clarification of all Middle European finds attributed to *Mastodonsaurus giganteus*, with particular emphasis on the taxonomy of the Kupferzell finds, (2) a detailed analysis of the osteology of *Mastodonsaurus giganteus* regarding all regions of the skeleton, with comments on taphonomy, preservation, and the problems related to disarticulation, and (3) a reconstruction of the skeleton, based on direct anatomical evidence, taphonomic evidence, and indirect evidence from the nearest fossil relatives of *Mastodonsaurus*.

The three sections are ordered as follows: the taxonomy section first clarifies the status of *Mastodonsaurus giganteus* and the Mastodonsauridae, thereby establishing a basis on which the succeeding sections operate. The osteological study forms the main part; it is subdivided into an introductive part which discusses the general structure of a particular structural unit, then continues with a detailed treatment of the anatomy of its components, and finally reviews the subject by focussing on some of the most conspicuous general structures, by which the single elements are integrated into the architectural frame. Finally a 3-d reconstruction of the skeleton is attempted, based on the osteological description and drawings, whereby single bones are successively added to the reconstructed region.

1.2. Stratigraphical range and geographical occurrence

The discovery of *Mastodonsaurus giganteus* dates back to a time of an awaking and intensive interest in the geology of Württemberg and neighbouring regions. Numerous practising geologists, miners, and not least various well-educated laymen began to work in the field (see reviews by Weber 1990, 1992 a, b). Württemberg became particularly famous at the beginning of the last century as a fossil-bearing region, but only by the activity of the aforementioned people it became what Huene later termed a “classical saurian country” (Wild 1980a).

The horizons rich in vertebrate fossils range from the Lower Triassic (Buntsandstein) up to the Upper Jurassic (Malm), and the peculiar southwest German geomorphology permits broad outcropping of all stratigraphic units (fig. 2). There is a general dip to the southeast. The main lithological units form slightly tilted plains each of which ends in an escarpment to the northwest. The landscape thus morphologically differentiated by erosional steps is therefore aptly called Schichtstufenland in German.

The Buntsandstein has its most extended outcrop in the northern Schwarzwald mountains; farther to the south it is restricted to the eastern margin of this mountain range.The Buntsandstein forms the lowermost unit of the Schichtstufenland which develops to the east and southeast. The following two steps in the landscape are formed by the escarpments of Muschelkalk and Keuper which overlay the Buntsandstein. The sequence of steps is continued by the escarpments of Lower and Middle Jurassic further southeast. The most spectacular step is then formed by the high and steep escarpment of the Upper Jurassic limestones of the Schwäbische Alb.

The main localities at which remains of the giant amphibian family Mastodonsauridae have been found are distributed on the outcroppings of two particularly fossiliferous stratigraphical units, the Upper Buntsandstein (Olenekian/Anisian boundary) and the Lettenkeuper (Upper Ladinian: Longobardian). The localities of the former are aligned along the margins of the Vosges, Schwarzwald, Odenwald, and Spessart mountains, whereas the localities of the latter (and only these are concerned by the present study) are situated especially in the vast outcrop in Hohenlohe, a region in northern Württemberg.

The Mastodonsauridae first appear in the Upper Buntsandstein at the eastern margin of the Schwarzwald mountain range (figs. 2, 3), as summarised recently by KAMPHAUSEN & ORTLAM (1993). Even small bone fragments of mastodonsaurids are easily identified by their great thickness and the peculiar type of sculpturing; in larger fragments the advanced morphology, especially of the skull, is an unequivocal sign. To date, the family Mastodonsauridae encompasses two genera, *Heptasaurus* and *Mastodonsaurus*, which are separated by a considerable stratigraphical interval. *Heptasaurus* is abundant in the Pflanzensandstein topping the Violetter Horizont (VH) 5, below the Röttone (so4, Uppermost Buntsandstein), and most probably also occurs in equivalent horizons of the Prims Mulde, north of the Hunsrück mountains (SCHMIDT 1960; JUX & PFLUG 1958; JUX 1962, 1966; SANDER & GEE 1994). As far as can be said at this preliminary stage, all of these finds are attributable to *Heptasaurus cappelensis*, which was first described by WEPFER (1923 a) as a second species of *Mastodonsaurus*. An assemblage of almost fourty specimens, recovered between the villages Kappel and Niedereschach, between Villingen-Schwenningen and Rottweil, became famous (WEPFER 1922a, b).

Through the marine Muschelkalk sequence mastodonsaurid bones are found sporadically, particularly in the topmost part of the sequence, the Obere Terebratelbank (mo3). The finds designated as *Mastodonsaurus silesiacus* (KUNISCH 1885) from the Lower Muschelkalk of Southern Poland are, as SCHROEDER (1913) noted, more reasonably attributed to *Parotosuchus (Capitosaurus)* sp. (ZITTEL 1887–90).

Definite mastodonsaurid fragments from the Oberer Muschelkalk consist of large labyrinthodont teeth, dermal skull roof fragments, vertebrae, and ribs. In theory, the enormous size of the tusks is diagnostic for the genus, although a similar capitosaur genus (*Eryosuchus*) with comparably large tusks appears in the Ural Forelands

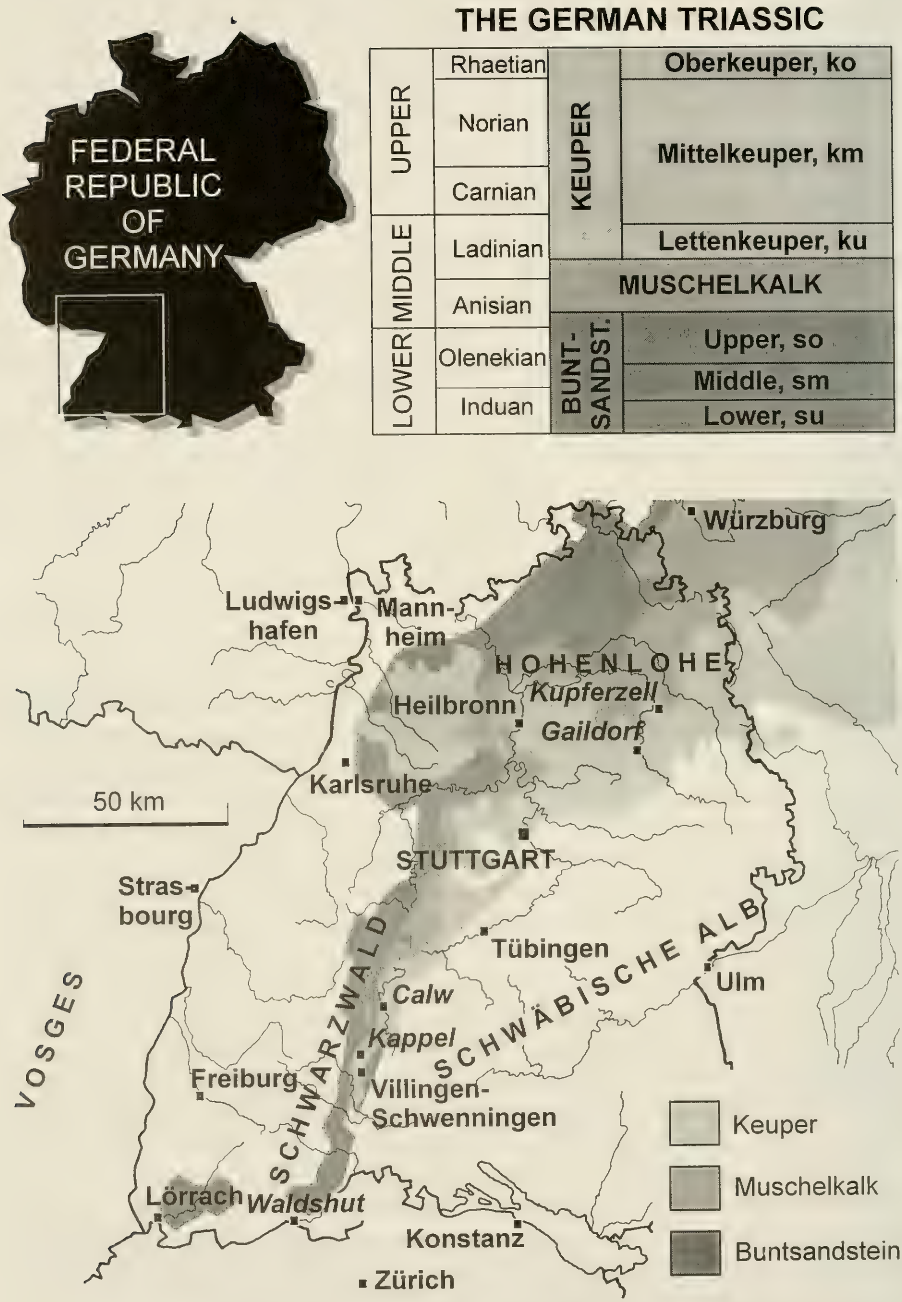

FEDERAL REPUBLIC OF GERMANY
THE GERMAN TRIASSIC
UPPER
MIDDLE
LOWER
Rhaetian
Norian
Carnian
Ladinian
Anisian
Olenekian
Induan
KEUPER
BUNT-SANDST.
Oberkeuper, ko
Mittelkeuper, km
Lettenkeuper, ku
MUSCHELKALK
Upper, so
Middle, sm
Lower, su
Würzburg
Ludwigshafen
Mannheim
HOHENLOHE
Kupferzell
Heilbronn
Gaildorf
Karlsruhe
50 km
STUTTGART
Strasbourg
SCHWARZWALD
Tübingen
SCHWÄBISCHE ALB
Ulm
VOSGES
Calw
Kappel
Freiburg
Villingen-Schwenningen
Lörrach
Waldshut
Konstanz
Zürich
Keuper
Muschelkalk
Buntsandstein

Fig. 2. Geographical occurrences of the Mastodonsauridae in southern Germany, and stratigraphical position of finds. Famous localities mapped onto geological setting.

(OCHEV 1972). However, by means of the above listed features, most of the larger finds are rather safely assigned to the Mastodonsauridae. The fragmentary nature of all these finds does not permit a clear assignment to *Mastodonsaurus giganteus*, the abundant and only Lettenkeuper mastodonsaurid species, but the very large size and high degree of ossification speaks in favour of *Mastodonsaurus* rather than *Heptasaurus*.

The Grenzbonebed usually bears many remains of *Mastodonsaurus*, which often stem from animals of the size exclusively gained by the species *M. giganteus* (i.e. a skull length of more than 60 cm). REIF (1971) and HAGDORN & REIF (1988) studied the composition and formation of these bonebeds and showed that they may contain very different faunal components. Remains of *Mastodonsaurus* thus appear therein in concert with marine, lacustrine, and terrestrial forms (HAGDORN & SIMON 1985).

Almost throughout the Lettenkeuper sequence (representing the deeper upper Ladinian stage), *Mastodonsaurus giganteus* occurs abundantly, and complete skulls were found in several stratigraphical horizons (fig. 4). HAGDORN & REIF (1988) compiled data on the occurrence of *Mastodonsaurus* in the Lettenkeuper, adding to earlier studies of PLIENINGER in MEYER & PLIENINGER (1844) and FRAAS (1889). The Lettenkeuper sediments of Württemberg and Franken and aspects of their palaeontology were studied by ZELLER (1908), WAGNER (1913), PROSI (1922), PATZELT (1964), BRUNNER (1973, 1977), URLICHS (1982), HAGDORN (1980 a, b, 1988), and WEBER (1992 a, b, 1996).

The Grenzbonebed is followed by the Vitriolschiefer, which consists of dark grey marls occasionally enriched in alum. It was mined in the 18th century, after the metal salts had long been used for colouring clothes in the vicinity of the outcrops (HAGDORN & SIMON 1985). There is a dissensus about the proper stratigraphical belonging of the mined sequence at Gaildorf (WEBER 1992a; HAGDORN 1988), where the first spectacular finds of *Mastodonsaurus* were made between 1820 and 1860.

In the following section light grey marls and dolomites alternate (Estherien-Schichten). Both sediments sporadically contain teeth, but *Mastodonsaurus* particularly occurs in a bonebed situated within the Estherien-Schichten, which otherwise contains many shark teeth and remains of rauisuchians (REIF 1974; HAGDORN & SIMON 1985). WEBER (1992a) argued for the Gaildorf Fossil-Lagerstätte to belong to this horizon, referring to sections studied by KURR (1852) and QUENSTEDT (1880). HAGDORN (1988) instead pointed out the lack of coal (which occurs in Gaildorf) in the Lower Lettenkeuper, and concluded that the famous mine was rather built in the Untere Graue Mergel (see below).

The Gaildorf Fossil-Lagerstätte [see FRAAS (1889), HAGDORN (1988), and WEBER (1992 a) for details] is peculiar in the presence of articulated specimens, which usually are very rare in other Lettenkeuper horizons. Hence the Gaildorf specimens constitute an important source of anatomical information. The preservation of vertebrates in this horizon is very variable, but usually distortion is strong exceeding that of localities such as Kupferzell-Bauersbach and Vellberg-Eschenau (see below).

The Hauptsandstein is the major gross-fraction unit in the Lettenkeuper sequence. Its thickness varies considerably, as its base is erosional, and in certain regions it directly overlies the Oberer Muschelkalk, although in reworking horizons indicating the former presence of the Vitriolschiefer, Blaubank, dolomites, and Estherien-Schichten. In many other regions the Hauptsandstein however is represented by argillaceous shales. The base of larger sandstone bodies frequently contains a bonebed enriched in labyrinthodont teeth, suggesting the presence of *Mastodonsaurus*.

The top of the Hauptsandstein may be locally overlain by grey to black shales, which in the Rothenacker Wald (Markgröningen) yielded a near-complete skull of *Mastodonsaurus giganteus* in 1867 (SMNS 4774). A field excursion performed by T. Aigner (Tübingen) and A. Etzold (Freiburg) recently discovered a disarticulated partial skeleton of *Mastodonsaurus* in a grey shale equivalent to the Hauptsandstein (Baresel quarry, Vaihingen an der Enz), now also housed in Stuttgart (SMNS 80479).

The next horizon is a locally dark, rigid carbonate layer (Alberti-Bank) bearing scales of actinopterygian fishes, dipnoan teeth, thecodont teeth, and bones of *Mastodonsaurus* (especially in the *Serrolepis*-Bank, see Hagdorn & Reif 1988).

Further above, the Sandige Pflanzenschiefer, a variably argillaceous shale enriched in plant fragments, may be locally rich in vertebrate fossils. At Michelbach an der Bilz, south of Schwäbisch Hall, several partially articulated amphibian skeletons, among them one partial skeleton of *Mastodonsaurus*, a plagiosaurid, and two trematosaurid specimens were found (Hagdorn 1980 a; unpublished data).

The Upper Lettenkeuper starts with a calcareous to dolomitic section, the Anthrakonitbank, whose top often bears a bonebed. The following, much thicker unit is however richer in large and well-preserved vertebrate remains: the Untere Graue Mergel near a thickness of 2 m, and are mainly brown to green marls and clays, interrupted by thin carbonate layers. Since the last century especially finds of *Mastodonsaurus* and plagiosaurs have been made, most of them being housed in the collections at Stuttgart and Tübingen. During the ongoing construction of the Autobahn Heilbronn-Nürnberg the Untere Graue Mergel were cut at several sites in Hohenlohe. Two of them, one close to the village Bauersbach (Gemeinde Kupferzell), and one near to the Heidehöfe (Wolpertshausen), revealed particularly rich vertebrate faunas.

A large excavation at the Kupferzell site, carried out by the SMNS and with the help of amateur collectors (J. G. Wegele, R. Mundlos, and J. Töpfer) gave numerous specimens of *Mastodonsaurus giganteus*, and about 30,000 disarticulated bones, teeth, and coprolithes (Wild 1978 a-c, 1980 a-b, 1981; Schoch & Wild 1999 a; and section 1.3 herein) (fig. 5). H. Hagdorn collected a range of valuable specimens at the Wolpertshausen locality, now housed in the Muschelkalk Museum Ingelfingen. An additional site where Untere Graue Mergel are particularly fossiliferous is the Schumann quarry near Vellberg-Eschenau, where also well-preserved skulls and partially articulated skeletons of *Mastodonsaurus* have been found in the last decades (Kugler & Bartholomä 1985; R. Wild, pers. comm.). The Untere Graue Mergel were studied in detail by Urlichs (1982) who compared various sections, especially in the area of Kupferzell, including those at the excavation site.

The Hohenecker Kalk, confined to the Ludwigsburg region and famous for the occurrence of *Neusticosaurus pusillus*, also yielded the two large specimens of *Mastodonsaurus acuminatus* Fraas, 1889, which are shown to be junior synonyms of *M. giganteus* here. The finds in this horizon are usually strongly flattened and distorted. Equivalent horizons in the Lettenkeuper of eastern Thüringen (Molsdorf near Arnstadt) have also yielded a suite of cranial and postcranial remains of *Mastodonsaurus giganteus* (Schmidt 1931).

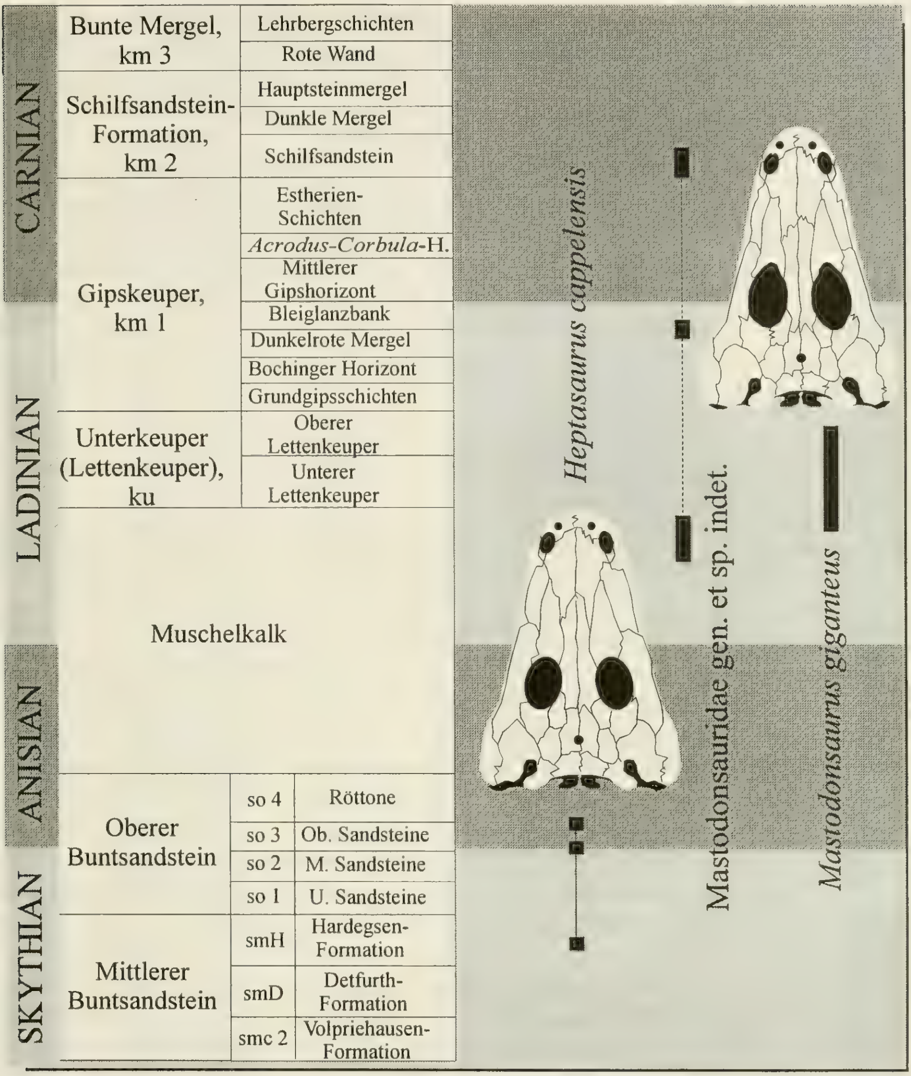

CARNIAN
LADINIAN
ANISIAN
SKYTHIAN
Bunte Mergel, km 3
Lehrbergschichten
Rote Wand
Schilfsandstein-Formation, km 2
Hauptsteinmergel
Dunkle Mergel
Schilfsandstein
Gipskeuper, km 1
Estherien-Schichten
Acrodus-Corbula-H.
Mittlerer Gipshorizont
Bleiglanzbank
Dunkelrote Mergel
Bochinger Horizont
Grundgipsschichten
Unterkeuper (Lettenkeuper), ku
Oberer Lettenkeuper
Unterer Lettenkeuper
Muschelkalk
Oberer Buntsandstein
so 4
Röttone
so 3
Ob. Sandsteine
so 2
M. Sandsteine
so 1
U. Sandsteine
Mittlerer Buntsandstein
smH
Hardegsen-Formation
smD
Detfurth-Formation
smc 2
Volpriehausen-Formation
Heptasaurus cappelensis
Mastodonsauridae gen. et sp. indet.
Mastodonsaurus giganteus

Fig. 3. Stratigraphical range of the Mastodonsauridae in the German Triassic, based on a recent survey of available material and information. Modified from Brunner (1973).

A locality close to this site, between the villages Molsdorf and Thörey, which has been recently opened by road works, gave numerous bones of *Mastodonsaurus*, plagiosaurs, and nothosaurs in several horizons. One of them appears to be an equivalent of the Lingula-Dolomit, as already presumed by Schmidt (1931). In Bedheim (Hildburghausen, southern Thüringen), Rühle von Lilienstern (1935) reported a find of *Mastodonsaurus acuminatus* from a sandstone in the uppermost Lettenkeuper sequence, slightly below the Grenzdolomit. Werneburg has recently (1994) reviewed the faunistic and stratigraphical data on this site.

The subsequent entire Gipskeuper sequence (lower Mittelkeuper, km_1), is poor in mastodonsaurid finds except for labyrinthodont teeth, such as those found in Gaildorf (HAGDORN & SIMON 1985). Recently, C. KLUG (Tübingen) collected vertebral intercentra of a mastodonsaurid from the Quarzitbank, at the top of the Dunkle Mergel (Ladinian/Carnian boundary).

The Schilfsandstein section (higher Mittelkeuper, km_2) again is particularly rich in temnospondyl amphibians, especially the stereospondyls *Cyclotosaurus* and *Metoposaurus* (MEYER & PLIENINGER 1844; QUENSTEDT 1850; FRAAS 1913). Besides the last definite trematosaurid find worldwide (*Hyperokynodon keuperinus*, see HELLRUNG 1987 and SCHOCH, MILNER & HELLRUNG in preparation), the Schilfsandstein has also revealed a snout fragment of a mastodonsaurid (FRAAS 1913). Although a clear assignment of this find is at this stage not possible, a stratigraphical range of the genus *Mastodonsaurus* well into the Mittelkeuper cannot be ruled out.

1.3. Lithology and fauna of the Kupferzell Fossil-Lagerstätte

URLICHS (1982) described the local lithology and commented on aspects of invertebrate palaeontology and palaeobotany at Kupferzell. According to his findings, lithology and fossil content vary considerably within the excavated area. The richest samples were found in the southern part of the area, and there also the vertebrate-bearing strata reached their maximal thickness (figs. 4, 5).

The Untere Graue Mergel form a horizon of variable thickness, which is largely grey to brown in colour, with a rather limited content of vertebrate fossils in general. Only in its topmost part, immediately below the Anoplophora-Dolomite, an enrichment in vertebrate bones, sometimes even articulated skeletons, is recorded. A similar situation is known in the Schumann quarry near Vellberg-Eschenau, differing in that preservation is generally better in Kupferzell, and the result of compaction less pronounced. In both localities, three different fossil-bearing horizons have been recorded (from bottom to top): (1) greenish-grey clay, (2) brown clay or marl, whose base sometimes attains the appearance of a bonebed, and (3) yellow carbonates (fig. 5).

The greenish layer in Kupferzell contains a large number of well-preserved yet often isolated bones. The majority of finds was made in this horizon. Although disarticulated, the bones are generally not worn-off or damaged. In addition, numerous complete skulls of *Mastodonsaurus* have been found in this layer, including some disarticulated specimens such as the giant specimen (SMNS 81310) or the medium-sized, partially articulated specimen (SMNS 80913). In Vellberg-Eschenau the greenish layer is thinner and less rich in fossils; in addition most of the bones are isolated and some suggest wearing from a longer transport, which has only rarely been observed among the Kupferzell finds.

The brown clay is characterized by a lower concentration of finds, which are however more clearly articulated or only partially disarticulated as compared with those in the greenish layer. This is most obvious in the case of completely articulated plagiosaurid skeletons. In Vellberg-Eschenau the single bones are frequently fragmented, though still being partially articulated.

The carbonates, which form the basal layer of the Anoplophora-Dolomite, only rarely bear fossils in Kupferzell, such as a partial skeleton of *Nothosaurus mirabilis*. In the Schumann quarry instead, this horizon may locally contain articulated

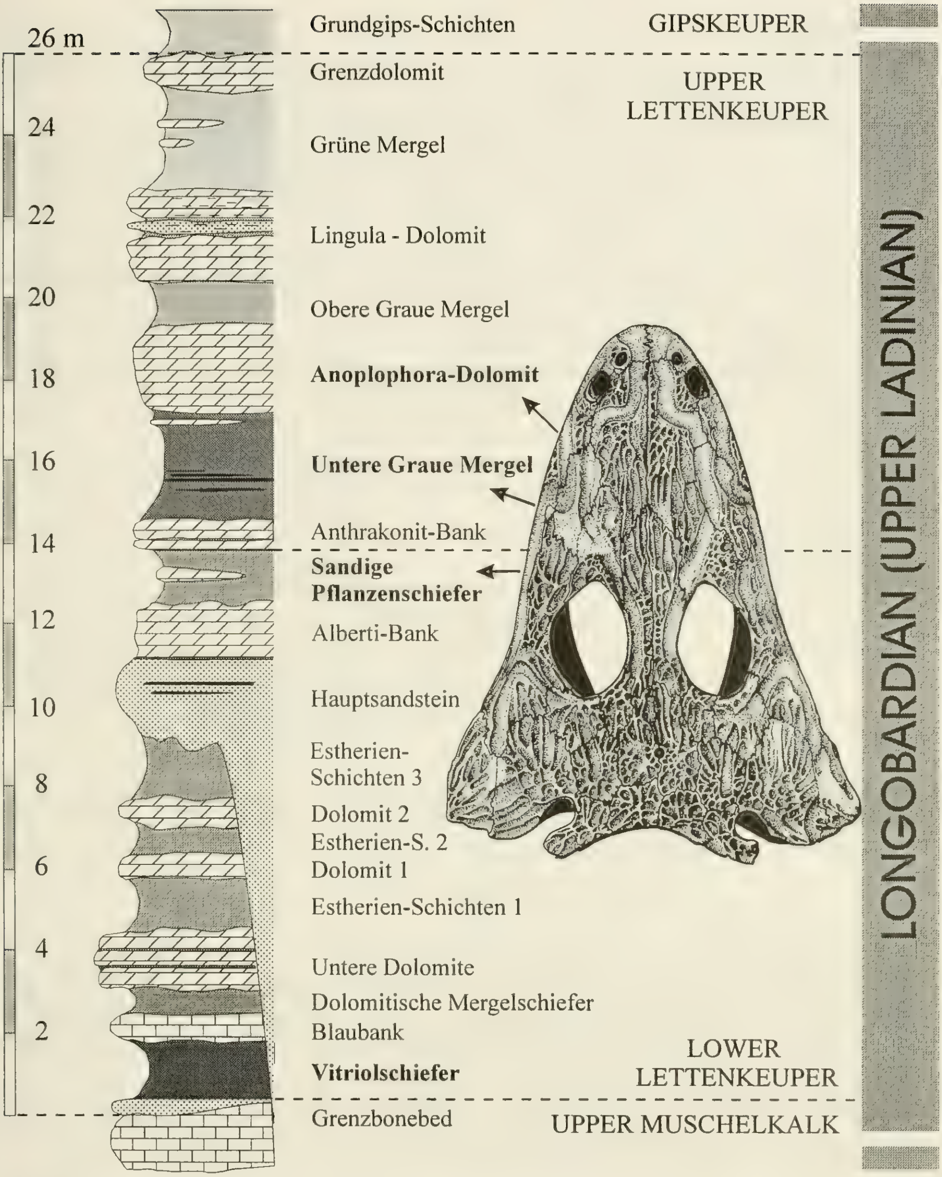

26 m
24
22
20
18
16
14
12
10
8
6
4
2
Grundgips-Schichten
Grenzdolomit
Grüne Mergel
Lingula - Dolomit
Obere Graue Mergel
Anoplophora-Dolomit
Untere Graue Mergel
Anthrakonit-Bank
Sandige Pflanzenschiefer
Alberti-Bank
Hauptsandstein
Estherien-Schichten 3
Dolomit 2
Estherien-S. 2
Dolomit 1
Estherien-Schichten 1
Untere Dolomite
Dolomitische Mergelschiefer
Blaubank
Vitriolschiefer
Grenzbonebed
GIPSKEUPER
UPPER LETTENKEUPER
LOWER LETTENKEUPER
UPPER MUSCHELKALK
LONGOBARDIAN (UPPER LADINIAN)

Fig. 4. Lithological section through the Lettenkeuper (Unterkeuper, Erfurt Formation) in the Hohenlohe region, northern Baden-Württemberg (modified after BRUNNER 1973). High concentration of mastodonsaurid bones in horizons indicated by bold letters.

skeletons of *Mastodonsaurus*, and also one rauisuchian was found (R. WILD pers. comm.).

Ongoing studies reveal that the following vertebrates definitely occur at Kupferzell; most of them have meanwhile been identified from other Lettenkeuper localities as well (fig. 6). Most amphibians belong to the Stereospondyli; an overview on the current systematic concept of this group is given in fig. 7.

1. Pisces

- Chondrichthyes: *Hybodus* sp., *Acrodus* sp., etc. (R. Böttcher and D. Seegis, pers. comm.);
- Actinopterygii: *Serrolepis* sp., *Gyrolepis* sp. (Wild 1980a);
- Actinistia: gen. et sp. indet. (R. Böttcher and D. Seegis, pers. comm.);
- Dipnoi: *Ptychoceratodus serratus* (Schultze 1981).

2. Amphibia

- Plagiosauridae: *Plagiosuchus pustuliferus* (Wild 1980a; Hellrung, in prep.) *Gerrothorax* n. sp. (Hellrung, in prep.);
- Capitosauridae: *Kupferzellia wildi* (Wild 1980a; Schoch 1997a);
- Mastodonsauridae: *Mastodonsaurus giganteus* (Wild 1980a; Schoch 1997a);
- Trematosauridae: *Bukobaja* cf. *enigmatica* (SMNS 56252, 57003, 80968, 84122–84126) (see Ochev 1972);
- Almasauridae: n. g. n. sp. (SMNS 55385);
- Chroniosuchia: n. g. n. sp. (SMNS 81698).

3. Reptilia

- Prolacertilia: *Tanystropheus* cf. *conspicuus* (Wild 1980a);
- Lepidosauria: gen. et sp. indet. (Wild, pers. comm.);
- Sauropterygia: *Nothosaurus* n. sp. (Wild 1980a; pers. comm.); *Neusticosaurus* cf. *pusillus* (Wild 1980a);
- Rauisuchia: n. g. n. sp. (Wild 1980a-c; Gower, in press).

4. Synapsida

- Cynodontia: Gomphodontidae indet. (Wild 1980; Sues & Hopson, in prep.).

1.4. Material examined

All studied material was found in the Lettenkeuper of southern Germany. The examined specimens were for the largest part excavated during spring 1977 at Kupferzell, and they were prepared in the time since by employees of the SMNS, particularly by Dr. R. Wild and Mrs. B. Wild, J. Ginder, Th. Rathgeber, N. Adorf, as well as J. G. Wegele (Waldenburg). The specimens were almost throughout catalogued by R. Wild and the author, with the assistance of D. Metzger, M. Rücklin, F. Grossmann, and B. Greenwood, then practical students at the SMNS.

A small part of the material was collected and catalogued in the last century and early part of this century; these specimens are almost throughout from the Gaildorf mine, the Rothenacker Wald near Markgröningen, or from Hoheneck near Ludwigsburg. Of these, several finds from Gaildorf are lost, while certain others suffered considerable damage and had to be restored in the erly 1970s (see below).

1.4.1. *Mastodonsaurus giganteus*

1. SMNS 4698. Complete skull with mandibles (60 cm). Locality: Locus typicus. Horizon: Stratum typicum. References: Meyer & Plieninger (1844: 11, pl. 6 fig. 1, pl. 7 fig. 1), Fraas (1889: Schädel I), Huene (1922).

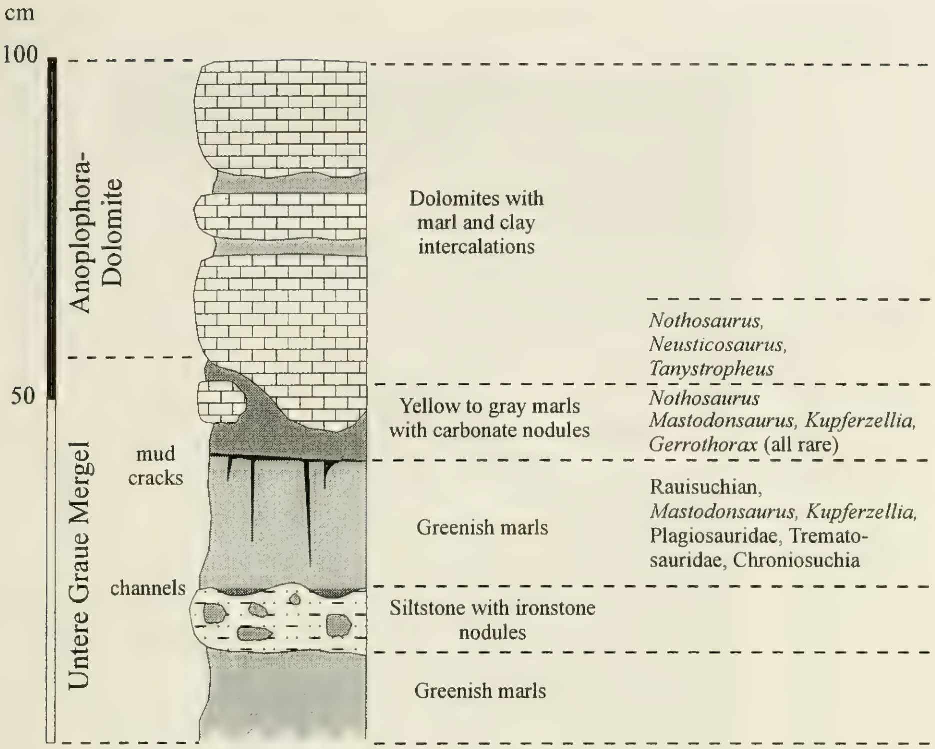

cm
100
50
Anoplophora-Dolomite
Untere Graue Mergel
mud cracks
channels
Dolomites with marl and clay intercalations
Nothosaurus, *Neusticosaurus*, *Tanystropheus*
Yellow to gray marls with carbonate nodules
Nothosaurus *Mastodonsaurus*, *Kupferzellia*, *Gerrothorax* (all rare)
Greenish marls
Rauisuchian, *Mastodonsaurus*, *Kupferzellia*, Plagiosauridae, Trematosauridae, Chroniosuchia
Siltstone with ironstone nodules
Greenish marls

Fig. 5. Lithology of the fossiliferous horizons at the Kupferzell excavation site. Based on a recent compilation of unpublished stratigraphical data, some of them provided by courtesy of R. WILD and M. URLICHS. See WILD (1980a), URLICHS (1982), and SCHOCH & WILD (1999a) for further information.

2. SMNS 54679. Complete skull with mandibles (60 cm), damaged and restored in many regions. Locality: Locus typicus. Horizon: Stratum typicum. References: MEYER & PLIENINGER (1844: 11), FRAAS (1889: Schädel II).

3. SMNS 4707. Large, complete skull with mandibles (74 cm) and anterior part of vertebral column (9 intercentra). Condition rather poor, most sutures are invisible and dermal bone surface worn off. Locality: Locus typicus. Horizon: Stratum typicum. References: MEYER & PLIENINGER (1844: first specimen, p. 11), FRAAS (1889: Schädel III).

4. SMNS 4938. Tip of snout (estimated length 65 cm), poor condition. Locality: Locus typicus. Horizon: Stratum typicum.

5. SMNS 4774. A near-complete skull (75 cm), partially restored, with particularly coarse sculpturing. Locality: Rothenacker Wald near Markgröningen, Baden-Württemberg. Horizon: Hauptsandstein. References: FRAAS (1889: Schädel IV)

6. SMNS 740. Medium-sized palate (52 cm) exposed in ventral view. Locality: Hoheneck near Ludwigsburg, Baden-Württemberg. Horizon: Hohenecker Kalk. References: FRAAS (1889: 105, pl. 7: *M. acuminatus*).

7. SMNS 4194. Large skull roof (66 cm) in ventral view. Locality: Hoheneck near Ludwigsburg, Baden-Württemberg. Horizon: Hohenecker Kalk. References: FRAAS (1889: 105, pl. 8, fig. 1: *M. acuminatus*).

8. SMNS 54675. Complete skull (60,5 cm), almost undistorted, with perfectly preserved braincase. Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, green layer. References: WILD (1978, 1981: figs. 4, 5).

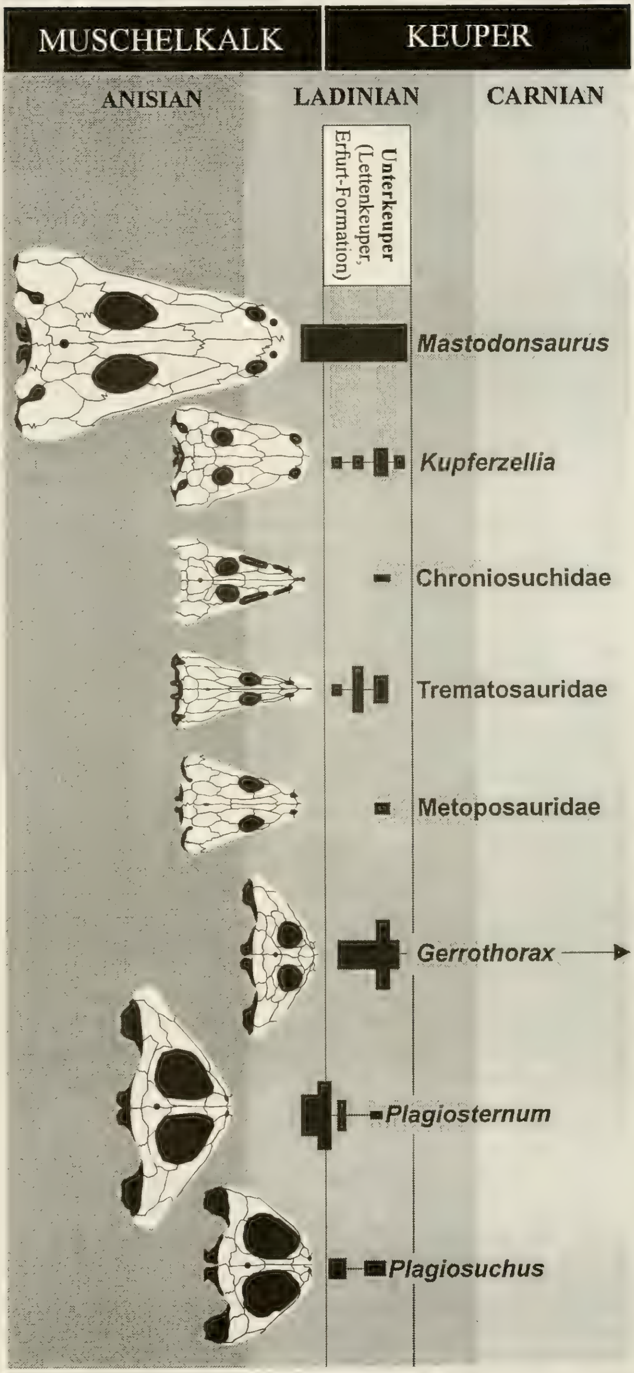


Fig. 6. Synopsis of the temnospondyl amphibian fauna in the Lettenkeuper. Based largely on new finds. Occurrence and relative frequency in different Lettenkeuper horizons are mapped; broad bars indicate high frequency of diagnostic finds. The differences in frequency among plagiosaurids is especially notable. Further details are provided by SCHOCH & WILD (1999a).

9. SMNS 54677. Complete skull (51 cm) with mandible in articulation (figs. 8, 17). Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, brown layer. References: WILD (1980).

10. SMNS 54678. Complete skull (54,5 cm) (figs. 12, 13). Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, green layer. References: ZIEGLER (1986: fig. 150).

11. SMNS 80249. Posterior rim of skull (? 70 cm) with well-preserved braincase . (Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, green layer.

12. SMNS 80704. Complete skull (55 cm) with mandible. Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, green layer.

13. SMNS 80878. Near-complete skull (about 65 cm) with parts of mandible. Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, brown layer.

14. SMNS 80887. Snout fragment (? 60 cm). Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, green layer.

15. SMNS 80889. Complete skull (59 cm) with mandible, partly dislocated right side. Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, green layer.

16. SMNS 80890. Postorbital part of skull (about 40 cm skull length). Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, green layer.

17. SMNS 80905. Partial, disarticulated skull (about 45 cm skull length). Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, green layer.

18. SMNS 80913. Fragmentary skull (75 cm total length) with 28 presacral vertebrae. Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, green layer.

19. SMNS 81310. Catalogued and frequently referred to as "Riesenexemplar von Kupferzell". Complete mandible (145 cm) with few remnants of the palate and a total of 28 presacral and 6 caudal vertebrae, 6–8 neural arches, 20 pleurocentra, and about 40, largely complete ribs from all regions in the axial skeleton. All elements were found in close proximity, and in association with a much smaller specimen of *Mastodonsaurus giganteus*, as well as several isolated, giant teeth of *Mastodonsaurus*. Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, green layer.

20. SMNS 81368. Posterior part of palate, with attachment sites for braincase elements. Locality: Kupferzell. Horizon: Untere Graue Mergel, green layer.

Isolated cranial material consists of the following, rich body of specimens: 7 premaxillae, 3 maxillae, 4 jugals, 3 quadratojugals, 4 squamosals, 10 tabulars, 7 postparietals, 6 supratemporals, 5 postorbitals, 5 postfrontals, 5 parietals, 3 frontals, 5 nasals, 3 lacrimals, 3 prefrontals, 20 quadrata, 31 exoccipitals, 14 pterygoids, 10 parasphenoids (often fragmentary), 12 stapes, 15 epipterygoids, 2 palatines, and 2 ectopterygoids. There are several entirely unprepared skulls, and a large number of unprepared disarticulated cranial elements in the Stuttgart collection.

Further, 9 complete and prepared mandible halves are housed in the SMNS (54675, 56634, 80871, 80872, 80874, 80879, 80880, 80881, 80882). About 40 further fragments from all regions of the lower jaw have been investigated for this study.

Postcranial material. 1. Gaildorf (Locus typicus, stratum typicum): SMNS 4698 [20 vertebrae, mentioned by PLIENINGER in MEYER & PLIENINGER (1844) and FRAAS (1889)], SMNS 56630 [the one figured in part by MEYER & PLIENINGER 1844, and referred to by FRAAS (1889) and HUENE (1922)], SMNS 4706 [left clavicle with ulna and part of manus, figured by FRAAS (1889), right clavicle with badly preserved phalanges and carpal elements, fragmentary interclavicle, both scapulocoracoids, 1 radius, and about 10 presacral vertebrae]. In addition the Gaildorf material of the SMNS encompasses 10 ribs, 3 ilia, 1 fibula, 2 interclavicles, and one large clavicle. The GPIT possesses additional specimens: (1) three intercentra, neural arches, and rib fragments in articulation, and (2) various isolated presacral intercentra.

2. 1977 Kupferzell excavation (Untere Graue Mergel, almost throughout green layer, information by courtesy of R. WILD and M. URLICHS): About 120 prepared and catalogued, isolated presacral intercentra are housed in the SMNS. In addition there are at least 25 caudal intercentra prepared, 20 pleurocentra, 30 mostly very fragmentary neural arches, and 114 isolated ribs from all regions of the body. The appendicular skeleton is also well-represented: 13 cleithra, 25 claviculae, 29 interclaviculae (the numerous fragments not counted), 12 scapulocoracoids, 12 humeri, 5 radii, 3 ulnae, 10 phalanges, 19 ilia, 10 ischia, 8 femora, 1 tibia, and 1 fibula.

3. 1989 excavation at Vellberg-Eschenau (Untere Graue Mergel): 20 giant intercentra of a specimen of which the skull is in the private collection of Mr. BERNER (Heilbronn).

1.4.2. Temnospondyl material studied for comparative purposes

A large suite of temnospondyl taxa housed in different institutions was examined, the number of studied specimens given in brackets.

AMNH: *Edops craigi* (cast of holotype), *Trimerorhachis insignis* (15), *Isodectes* sp. (1), *Isodectes (Saurerpeton) obtusus* (3), *Eryops megacephalus* (12), *Stanocephalosaurus birdi* (1).

BPI: *Rhinesuchus* sp. (5), *Rhineceps nyasaensis* (1), *Uranocentrodon senekalensis* (2), *Broomistega* sp. (1), *Lydekkerina huxleyi* (2), *Eolydekkerina magna* (1), *Kestrosaurus dreyeri* (2), *Parotosuchus africanus* (1).

GPIT: *Dvinosaurus* sp., cast (1), *Trimerorhachis* sp. (5), *Eryops* sp. (4), *Sclerocephalus* sp. (5), *Cheliderpeton latirostre* (2), *Archegosaurus decheni* (2), *Parotosuchus nasutus*, cast (1), *Heptasaurus cappelensis* (1 original, 1 cast),

IGWH: *Trematosaurus brauni* (38), *Parotosuchus nasutus* (23).

PIN: *Dvinosaurus primus* (2), *Thoosuchus jakovlevi* (6), *Prothoosuchus samariensis* (2), *Angusaurus dentatus* (1), *Benthosuchus sushkini* (5), *B. uralensis* (1), *Wetlugasaurus angustifrons* (2), *W. samaransis* (1), *Parotosuchus orientalis* (1), *P. orenburgensis* (1), *Eryosuchus antiquus* (1), *E. tverdochlebovi* (1), *E. garjainovi* (8), giant *Eryosuchus* sp. from the Bukobay Formation of Kazakhstan (1), *Mastodonsaurus torvus* (1), *Cyclotosaurus* sp. (1), "*Cyclotosaurus*" sp. from Arizona, cast (1), *Bukobaja enigmatica* (1).

SAM: *Lydekkerina huxleyi* (3), *Rhinesuchus* sp. (1), *Phrynosuchus whaitsi* (1), *Cyclotosaurus albertyni* (1).

SMF: *Parotosuchus nasutus* (2), *P. helgolandiae* (cast), *Lyrocephaliscus euri* (2), *Benthosuchus sushkini* (1).

SMNK: *Sclerocephalus haeuseri* (1), *Heptasaurus cappelensis* (remains of about 12 specimens), *Eocyclotosaurus* sp. (1).

SMNS: *Sclerocephalus haeuseri* (12), *Cheliderpeton latirostre* (2), *Archegosaurus decheni* (2), *Lydekkerina* sp. (1), *Benthosuchus* sp. (1), *Thoosuchus jakovlevi* (1), *Trematosaurus brauni* (4), *Hyperokynodon keuperinus* (2), *Parotosuchus nasutus* (3), *Heptasaurus cappelensis* (5), *Eocyclotosaurus woschmidti* (1), *E. lehmani*, cast (1), *Eocyclotosaurus* n. sp. from Arizona, cast (1), *Stenotosaurus semiclausus* (1), *Meyerosuchus fuerstenberganus*, cast (1), *Odenwaldia heidelbergensis*, cast (1), *Kupferzellia wildi* (18), *Cyclotosaurus robustus* (3), *C. posthumus* (1), *C. mordax* (6).

UCMP: *Trimerorhachis insignis* (13), *Zatrachys serratus* (11), *Eryops* sp. (2), *Wellesaurus peabodyi* (12), *Eocyclotosaurus* n. sp. (6).

1.5. Institutional abbreviations

AMNH: American Museum of Natural History, New York
BPI: Bernard Price Institute of Palaeontology, Johannesburg
GPIT: Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Tübingen
IGWH: Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum, Halle
MMI: Muschelkalk Museum, Ingelfingen
PIN: Paleontological Institut of the Russian Academy of Sciences, Moscow
SAM: South African Museum, Cape Town
SMF: Naturkundemuseum Senckenberg, Frankfurt
SMNK: Staatliches Museum für Naturkunde in Karlsruhe, Karlsruhe
SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Stuttgart
UCMP: University of California Museum of Paleontology, Berkeley.

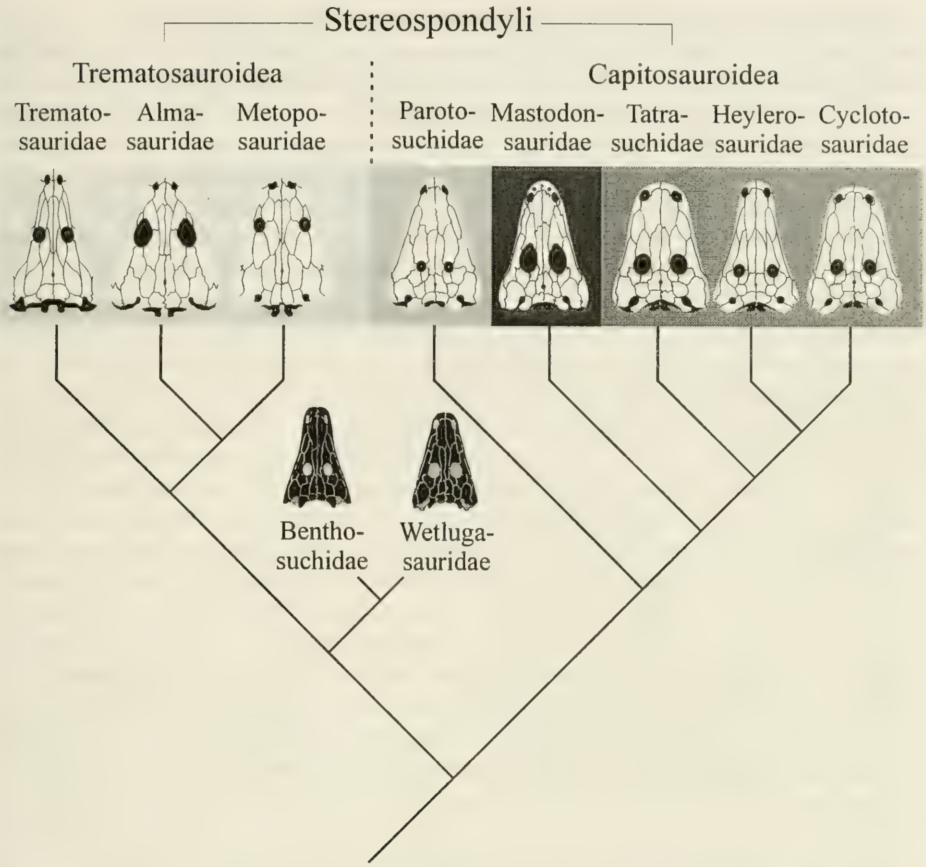

Stereospondyli
Trematosauroidea
Capitosauroidea
Trematosauridae
Almasauridae
Metoposauridae
Parotosuchidae
Mastodonsauridae
Tatrasuchidae
Heylerosauridae
Cyclotosauridae
Benthosuchidae
Wetlugasauridae

Fig. 7. Systematic position of the family Mastodonsauridae within the suborder Stereospondyli (Tetrapoda: Temnospondyli). Trematosaurids were dominant freshwater to marine dwellers in the Lower Triassic, while capitosauroids managed to become the most frequent and widespread stereospondyls by the Middle Triassic. The Cyclotosauridae and Metoposauridae are the last stereospondyls to be found in Europe, both being known by the Schilfsandstein (Middle Carnian).

2. Taxonomy of *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger, 1828)

2.1. Discovery and first assignment of *Mastodonsaurus*

In the early 1820s, two particular finds supposed to have come from the alum mine at Gaildorf attracted the attention of Professor Georg Friedrich Jaeger, later curator of the Königlich-Württembergisches Naturaliencabinet, the forerunner of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. According to his own words, the two specimens had been found almost side by side ("os occipitis … communis cum dente simul allato situs"). In 1828 he specified, that the tooth was brought to him by Mr. Zobel, the occiput by Prof. Schübler (who then taught Geology at the Eberhard-Karls University of Tübingen), and additional material, which now also is assigned to *Mastodonsaurus*, found by Mr. Hehl and Mr. Dietrich respectively, the latter was the owner of the alum mine at Gaildorf.

It is somewhat obscure whether all material was found in the same mine and at the same time, as JAEGER's note in 1824 suggests, or if the names he cites mean that the specimens where found at different times by different people. KURR (1850) and recently WEBER (1992 a) noted that the Gaildorf mine was the only site from which definitive finds of *Mastodonsaurus* had become known in these early days; this is the most convincing evidence in favour of JAEGER's (1824) original statement.

Concerning the taxonomic assignment of the finds, JAEGER (1824) further wrote: "Maxime distinguitur condylis ad modum prominentibus, quales nulli, quantum equidem scio, reptilium generi, excepto forte Proteo mexicano competunt". Obviously he had made comparisons with various extant reptiles and thereby had hooked at one particular feature, the double occipital condyle of *Mastodonsaurus*. By this character it differed from all reptiles known to him, but brought the 'Mexican Proteus' to his mind, by which he probably referred to the ambystomatid salamander *Ambystoma mexicanum*. He therewith pre-dated the findings of OWEN (1841, 1842) and QUENSTEDT (1850) on the amphibian nature of *Mastodonsaurus*, only that he used a different argumentation and based his comparison on a different extant taxon. (In fact, by comparing *Mastodonsaurus* with an aquatic salamander he came much closer to the current concept than any of his successors, although we cannot be sure about his reasons.) This explains his choice of *Salamandroides* as generic name for the occiput, which later became a junior synonym of *Mastodonsaurus*.

JAEGER (1824) concludes: "Pro certo itaque habere licet, ... vero Monitoribus forte affinis strato profundiori peculiaria esse, quod ..... etiam reliquias foveret, si os occipitis, quod utique probabile est, non ejusdem [sic] animalis esset". [JAEGER herein stresses the resemblance of the giant Gaildorf tooth with those of large Recent varanids (e.g. the monitor). Finally, he argues, the occiput might turn out to be from a different animal than the tooth, an alternative "which is particularly probable".]

2.2. Identification of the Kupferzell specimens

The only two capitosauroid species definitely present at the Kupferzell excavation site are the small-growing capitosaurid *Kupferzellia* and the large to giant mastodonsaurid *Mastodonsaurus*. The anatomy of these two forms differs conspicuously in the skull and mandible so even minor fragments may be readily distinguished (for details see SCHOCH 1997a). A well-defined yet only fragmentarily known form has clear trematosaurid affinities, and is also represented by numerous characteristic intercentra (see section 1.3). Finally the find of a small almasaurid-like temnospondyl in the Untere Graue Mergel of the Schumann quarry in Vellberg-Eschenau (MORALES 1988) demonstrates that additional stereospondyls might still be hidden in the large unprepared sample from Kupferzell. Both the trematosaurid and almasaurid cannot be confused with either *Mastodonsaurus* or *Kupferzellia*, because their cranial morphology is too distinct. This involves major differences in dermal sculpturing, proportions of skull roof bones in nearly all regions, and the structure of the palate; hence even small skull fragments are readily distinguished by that way.

The mastodonsaurid is identified by the enormous size of most finds, and generally the large extent of ossification. The dermal sculpturing is coarse in the sense that the ridges are broad and well-defined, applying even and in particular to the smallest specimens. Furthermore, even small finds are recognised by means of their peculiar cranial morphology: the skull forms a narrow, isoceles triangle with large orbits at midlevel, the symphyseal tusks penetrate the tip of the snout, the parasphenoid and pterygoid are massive ossifications meeting in a long suture much different from that of *Kupferzellia*, and the large size and shape of the interpterygoid vacuities. There are also numerous differences in the mandible (long postglenoid area, large and anteriorly extended Meckelian window, symphyseal region: postsymphyseal teeth) between *Mastodonsaurus* and *Kupferzellia* (Schoch 1997a).

The following valid species attributable to the Mastodonsauridae have been erected and described :

1. *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger, 1828) (Meyer & Plieninger 1844; Fraas 1889; Huene 1922): Lettenkeuper of northern Württemberg (Land Baden-Württemberg), Mainfranken (Freistaat Bayern), and north of the Thüringer Wald (Freistaat Thüringen). A junior synonym is *M. acuminatus* Fraas 1889from the Lettenkeuper of Hoheneck in Baden-Württemberg and Molsdorf in Thüringen (Schmidt 1931; Rühle von Lilienstern 1935; Werneburg 1994). See fig. 3 for stratigraphical range.

2. *Heptasaurus cappelensis* (Wepfer, 1923) (see Wepfer 1922 a, b; Pfannenstiel 1932; Säve-Söderbergh 1935): Oberer Buntsandstein (Lower Anisian) of Vosges, Schwarzwald, and Mainfranken. Synonyms are possibly *Mastodonsaurus vaslenensis* Meyer, 1847–55 and *M. ingens* Trusheim, 1937. See fig. 3 for stratigraphical range.

3. *Mastodonsaurus torvus* Konzhukova, 1955 from the Orenburgskaya Oblast and Bashkirstan (Bashkortostan) in the Russian Federation and northern Kazakhstan. This form is in some aspects similar to *Heptasaurus cappelensis* (e.g., width of jugals), but has orbital windows of similar shape as in *M. giganteus* and attains the size of large specimens of this species (M.A. Shishkin, pers. comm.; pers.exam. of various specimens in the PIN). The available finds are throughout very fragmentary, so that a reasonable comparison with the two German genera is impossible thus far; a provisional assignment to *Mastodonsaurus*, paying tribute to the closer resemblance of the East European mastodonsaurid to this giant form, may be sufficient.

The Kupferzell mastodonsaurid material is throughout similar to *Mastodonsaurus giganteus* from Gaildorf and Markgröningen. The range of morphological variation in the Kupferzell specimens is fairly broad and continuous, strongly suggesting the presence of only one species. Re-examination of the type material of *M. acuminatus* revealed that the differences to the Gaildorf material mentioned by Fraas are the result of extreme compaction in the latter. The variability in the Kupferzell skulls ranges from narrow-cheeked forms similar to *M. acuminatus* to very broad-cheeked specimens. The material from Molsdorf, attributed to *M. acuminatus* by Schmidt (1931) for stratigraphical rea-sons, is likewise throughout assigned here to *M. giganteus*.

Heptasaurus cappelensis, the only other valid German mastodonsaurid species to date, differs from all mentioned specimens by smaller orbits and a markedly broader snout tip. Correlated with the smaller size of the orbit is the greater width of the jugal and the frontal. An unequivocal assignment of all mastodonsaurid material from Kupferzell to *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger, 1828) is thus possible.

2.3. Taxonomic status of *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger, 1828)

Amphibia Linnaeus, 1758
Temnospondyli Zittel, 1890 [emend. Milner, 1993]
Stereospondyli Milner, 1994 [non Watson, 1919]
Capitosauroidea Säve-Söderbergh, 1935 [lapsus: -"oidae"]
Mastodonsauridae Watson, 1919 [non Lydekker, 1885]

Mastodonsaurus giganteus (Jaeger, 1828)
p. 38, tab. 5, figs. 1–2

v 1824	animal ignotus	Jaeger, p. 11–12
v 1828	*Mastodonsaurus*	Jaeger, p. 35; nomen imperfectum
v*1828	*Salamandroides giganteus*	Jaeger, p. 38
1832	*Mastodonsaurus jaegeri*	Meyer, p. 208
v 1833	*Mastodonotsaurus* [sic]	Jaeger, p. 86; printing mistake
v 1833	*Salamandroides*	Jaeger, p. 86
v 1834	*Salamandroides jaegeri*	Alberti, p. 120; first revisor
v 1838	*Mastodonsaurus salamandroides*	Jaeger, p. 547
1841	*Labyrinthodon jaegeri*	Owen, p. 227
1842	*Labyrinthodon salamandroides*	Owen, p. 512
1842	*Mastodonsaurus salamandroides*	Roemer, p. 96
v 1844	*Mastodonsaurus jaegeri*	Meyer, p.11, plts. 6–7
v 1844	*Mastodonsaurus jaegeri*	Plieninger, p. 57, plts. 3–7
1845	*Labyrinthodon jaegeri*	Owen, p.195
? 1847–55	*Xestorrhytias perrini*	Meyer, p. 81, pl. 62, fig. 5 (partim !)
v 1847–55	*Mastodonsaurus jaegeri*	Meyer, p. 89
v 1850	*Mastodonsaurus giganteus*	Quenstedt, p. 2
v 1864	*Mastodonsaurus jaegeri*	Alberti, p. 255
1874a	*Mastodonsaurus giganteus*	Miall, p. 151
1874b	*Mastodonsaurus giganteus*	Miall, p. 433
v 1889	*Mastodonsaurus giganteus*	Fraas, p. 32, pls. 1–5
v 1889	*Mastodonsaurus acuminatus*	Fraas, p. 104, pls. 7, 8
1890	*Mastodonsaurus jaegeri*	Lydekker, p. 142
v 1919	*Mastodonsaurus giganteus*	Watson, p. 36, fig. 22
v 1922	*Mastodonsaurus giganteus*	Huene, p. 400, figs. 1–12
v 1928	*Mastodonsaurus giganteus*	Schmidt, p. 371, figs. 1047–1049
v 1928	*Mastodonsaurus acuminatus*	Schmidt, p. 373, fig. 1050 a
1931	*Mastodonsaurus acuminatus*	Schmidt, p. 237, figs. 1–5, pls. 1–3
1932	*Mastodonsaurus giganteus*	Pfannenstiel, p. 1
1935	*Mastodonsaurus acuminatus*	Rühle von Lilienstern, p. 177
1935	*Mastodonsaurus giganteus*	Säve Söderbergh, p. 81
1942	*Mastodonsaurus giganteus*	Nilsson, p. 95
1944	*Mastodonsaurus giganteus*	Nilsson, p. 5, fig. 2
1947	*Mastodonsaurus giganteus*	Romer, p. 230, figs. 12, 13, 38, 39
1955	*Mastodonsaurus giganteus*	Piveteau & Dechaseaux, p. 151
1955	*Mastodonsaurus giganteus*	Konzhukova, p. 62
1956	*Mastodonsaurus giganteus*	Huene, p. 94, figs. 130, 131
1958a	*Mastodonsaurus giganteus*	Ochev, p. 100
1958b	*Mastodonsaurus giganteus*	Ochev, p. 487
1964	*Mastodonsaurus giganteus*	Shishkin, p. 95
v 1965	*Mastodonsaurus jaegeri*	Welles & Cosgriff, p. 12
1966	*Mastodonsaurus giganteus*	Ochev, p.159
1972	*Mastodonsaurus jaegeri*	Ochev, p.176
v 1974	*Mastodonsaurus jaegeri*	Paton, p. 281, fig. 18
v 1980	*Mastodonsaurus* sp.	Wild, p. 16, fig. 3
v 1981	*Mastodonsaurus* sp.	Wild, p. 49, fig. 4, 5

	1994	*Mastodonsaurus acuminatus*	Werneburg, p. 128, fig. 8
v	1997	*Mastodonsaurus jaegeri*	Schoch, p. 245
v	1999a	*Mastodonsaurus giganteus*	Schoch & Wild, p. 2, figs. 3–4, 6
v	1999b	*Mastodonsaurus giganteus*	Schoch & Wild, p. 3

Holotype: GPIT 1824, an occiput of a large specimen.

Remarks: 1. The nomenclatural situation of this species, its valid name, and the state of all objective synonyms are to be reviewed and discussed elsewhere. The binomen *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger, 1828) is used throughout the present study.

2. GPIT 1824 is clearly diagnostic of *Mastodonsaurus giganteus* (cf. Welles & Cosgriff 1965!). I came to this conclusion by personal examination of nearly all known large stereospondyl species (see list of material investigated). GPIT 1824 comprises the posteriormost part of the parasphenoid and large parts of the exoccipitals including the occipital condyles. The skull length of this specimen is estimated to approximately 75 cm. The large condylar facets, their shape, and the posterior region of the parasphenoid are particularly diagnostic of *Mastodonsaurus giganteus*. The presence of a tripartite fossa parasphenoidalis (Schoch 1997a) is unique to this species. In addition, the mode of contact between the pterygoid and exocciptal is characteristic of the Lettenkeuper mastodonsaurid. By these features, the occiput differs from all studied specimens of *Heptasaurus*, *Eryosuchus*, and *Parotosuchus* – i.e., those forms, which are structurally closest to *Mastodonsaurus*. SMNS 55911, the giant tooth, is probably from the same species as the occiput, although clearly from a much larger specimen. This is evident from complete finds (e.g. SMNS 80878, 80913) in which specimens matching the size of the occiput have teeth reaching only half the length of that in SMNS 55911. Jaeger's giant tooth is certainly not diagnostic, as large labyrinthodont teeth are common to all capitosauroids; in addition, the Kazakhian form *Eryosuchus garjainovi*, which is known to reach a skull length of one metre, may bear even larger teeth (pers. exam.).

The aforementioned arguments are based on careful re-examination of the original material and invalidate the remarks of Welles & Cosgriff (1965) who considered the occiput undiagnostic. Unfortunately they did neither examine this specimen, nor study mastodonsaurid morphology on the basis of any of then available Gaildorf specimens housed in Stuttgart, Tübingen, and Yale.

Locus typicus: Alum mine at Gaildorf in Hohenlohe, northern Baden-Württemberg, southwestern Germany. Kurr (1852), Quenstedt (1880), Hagdorn (1988), and Weber (1992a) have commented on the geological setting of this site. This mine was exploited between 1763 and 1895 (Weber 1996). Its owner Mr. Dietrich, a trader at Gaildorf, repeatedly sent specimens (SMNS 4698, 4707, 4938, and 54679) to the collections in Stuttgart and Tübingen, following Jaeger (1828) and Meyer & Plieninger (1844).

Stratum typicum: The "Gaildorfer Alaunschiefer", a black, pyrite-bearing horizon of some 25 cm magnitude (Kurr 1852). Several authors have commented and discussed on this particular site and stratum (op. cit.), but no agreement has been achieved on the exact stratigraphic position of this bed. A recent review is given by Weber (1996), who suggests a belonging to the Estherien-Schichten 3 (higher Lower Lettenkeuper). Alternative views are held by R. Wild (pers. comm.: Vitriolschiefer) and H. Hagdorn (1988: Untere Graue Mergel); see fig. 4.

Geographical occurrence: In many localities throughout Baden-Württemberg, Bayern (Rothenburg o. d. T., see Muenster 1834), and in Thüringen (Schmidt 1931; Rühle von Lilienstern 1935); see fig. 2.

Stratigraphical range: Fairly complete, diagnostic skull fragments are known from the Grenzbonebed (from quarries in the Crailsheim region) through the Hohenecker Kalk (Ludwigsburg, Molsdorf), which covers nearly the whole Lettenkeuper sequence (figs. 3, 4).

Isolated, large postcranial and lower jaw bones are occasionally found in the Obere Terebratelbank, Uppermost Muschelkalk (e.g. in Crailsheim). These specimens are conspicuously larger than those of *Heptasaurus* from the Oberer Buntsandstein (Wepfer 1922a, 1923a), and are therefore attributable to *Mastodonsaurus*. However, the find of *Mastodonsaurus ingens* Trusheim, 1937, which is by its stratigraphical position usually suggestive of *Heptasaurus*, demonstrates that giant mastodonsaurids were present in the Middle European Basin already by Anisian time.

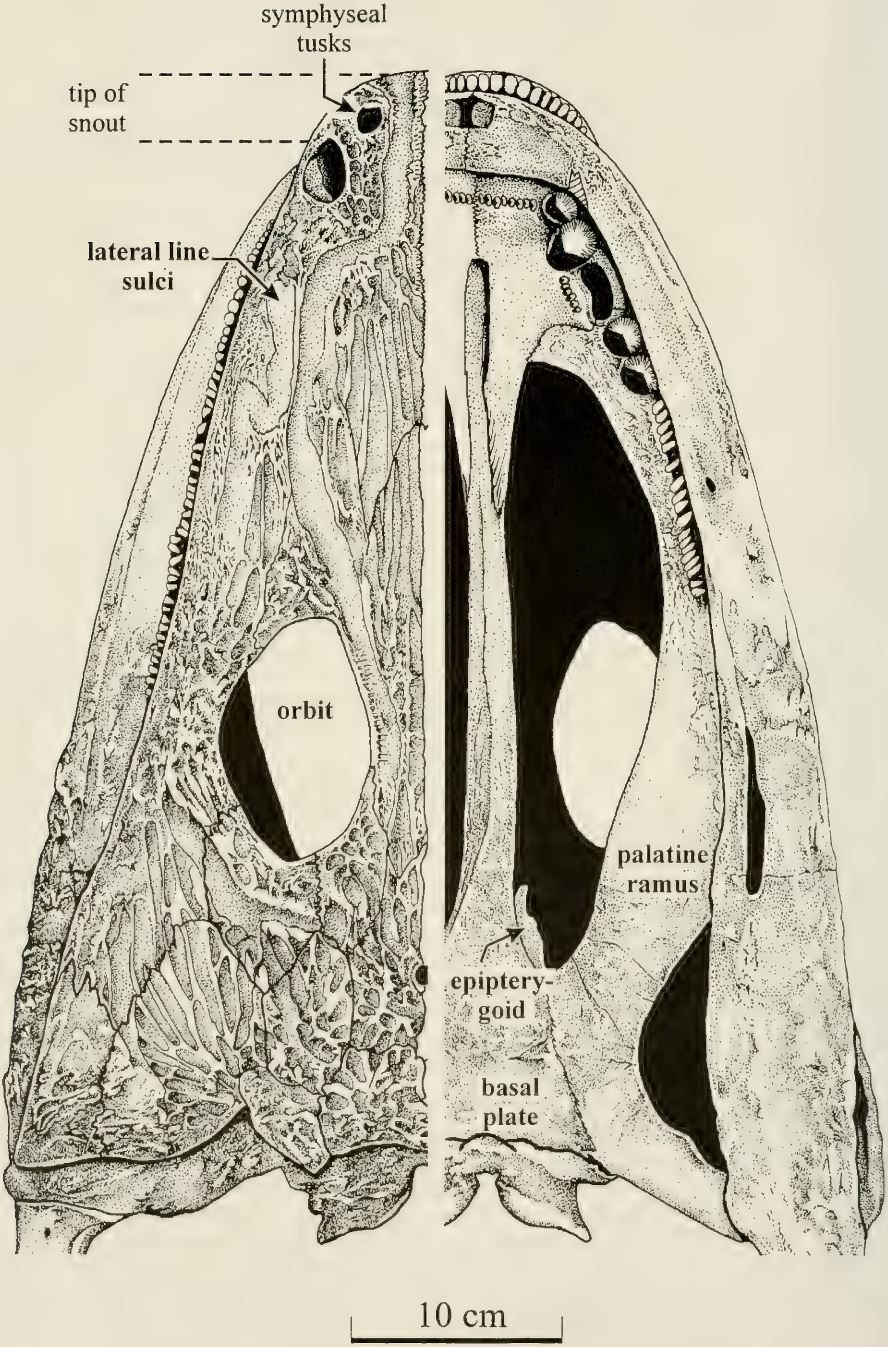

symphyseal tusks
tip of snout
lateral line sulci
orbit
palatine ramus
epiptery-goid
basal plate
10 cm

Fig. 8. Diagnostic features of the Mastodonsauridae (normal letters) and the genus *Mastodonsaurus* (bold letters) mapped onto a drawing of the skull roof and palate of *Mastodonsaurus giganteus*. Figure based on SMNS 54677.

Diagnosis

Mastodonsaurus giganteus (Jaeger, 1828) is characterized by the following unique features (fig. 8):

1. Orbits are very large (orbit length/ skull length = 0.24), the interorbital width is much narrower than the width of orbit, and the anterior end of the orbit is pointed.
2. Tripartite posterior rim of the basal plate (fossa parasphenoidalis).
3. Palatine ramus (pterygoid) stout and thickened by medial ridge and constricting interpterygoid vacuities laterally; quadrate ramus short and directed completely transversely; basal plate of parasphenoid broadened in its most posterolateral part.
4. Epipterygoid large and stout, with long anterior portion and a prominent processus lamellosus, and in contact to six cranial elements; in large specimens confluent with other regions of the palatoquadrate.
5. Processus hamatus (prearticular) very high and massive, forming an extended facet continuous with the glenoid area of the articular.

The following features are characteristic of, but not unique to *M. giganteus*:

6. The thoracal intercentra 3–26 form complete, nearly equally thick disks. This feature is however variable, as a broad study of individual variation in *Mastodonsaurus giganteus* revealed (this paper).
7. Anterior trunk ribs with stout processus uncinati and an additional proximal processus each (*Sclerocephalus, Cheliderpeton, Eryosuchus*).

Status of the Mastodonsauridae

The family name was introduced by Lydekker (1885) and later confined to the type genus *Mastodonsaurus* by Watson (1919). Lydekker had summarized various temnospondyl genera under this heading, which are from our present knowledge only distantly related, e.g. the classical Keuper forms *Mastodonsaurus*, *Capitosaurus* (*Cyclotosaurus*), and *Metopias* (*Metoposaurus*). Watson instead, who studied the Gaildorf specimens personally, already recognised some unique features of *Mastodonsaurus*, wherein he was principally followed by Säve-Söderbergh (1935), Romer (1947), and Huene (1956). This concept has been upheld ever since (Romer 1966; Shishkin 1964; Ochev 1966, 1972; Paton 1974; Carroll 1988; Kamphausen 1989).

Säve-Söderbergh (1935: 79) regarded *Mastodonsaurus cappelensis* Wepfer, 1923 more closely related to *Capitosaurus* than to *Mastodonsaurus* and consequently erected an own genus *Heptasaurus*. Romer (1947) and Huene (1956) instead favoured *Mastodonsaurus cappelensis*, but this finally became obsolete (Carroll 1988; Kamphausen 1989).

The Mastodonsauridae, conceived here to encompass the genera *Mastodonsaurus* and *Heptasaurus* only, are characterized by several unique features. These render the taxon a monophyletic group in traditional as well as the Hennigian sense.

The following unique characters are shared by *Mastodonsaurus giganteus* and *Heptasaurus cappelensis* (fig. 8):

1. Skull forms isoceles triangle, snout and median series very narrow.
2. Tip of snout elongated anterior to the nares.
3. Premaxillae pierced by large symphyseal tusks, anterior but not medial to the

nares and distinctly lateral to the lyrae; in the palate there is a paired apertura praemaxillaris, separated by a broad contact between premaxillae and vomers.

4. Orbits large, reaching more than 1/5 the lenght of the skull. Their shape is sagittally oval, and the anterior and lateral margins are frequently irregular and strongly convex.
5. Postorbital, prefrontal, and parietal much elongated anterior to the pineal foramen; this gives a particularly large postorbital, which is unparalleled by other stereospondyls.
   The parietal is much longer anterior to the pineal foramen than posterior to it. [This feature was regarded by SHISHKIN (1973) as characteristic of the Colosteiformes, a group supposed to enclose only brachyopids, trimerorhachids, and colosteids.]

Characters typical of, but not unique to the Mastodonsauridae are:

6. The degree of ossification is very high (a feature also found in *Buettneria perfecta*, *Parotosuchus orenburgensis*, and *Eryosuchus garjainovi* (all pers. exam.).
7. The parasphenoid-pterygoid suture is very long, giving a roughly triangular basicranial region, and posteriorly constricted interpterygoid vacuities (similar morphologies are present in *Eryosuchus*, *Cyclotosaurus*, and *Eocyclotosaurus* (all pers. exam.).
8. The cultriform process (parasphenoid) is strongly keeled (also present in *Cyclotosaurus*, *Eocyclotosaurus*, and the Trematosauridae; all pers. exam.).
9. The large tusks in the palate and symphysis reach giant size; this feature is only paralleled by *Eryosuchus garjainovi* OCHEV, 1972 (pers. exam.).
10. Lateral line sulci are very wide, especially in the anterior portion of the snout (this feature is also expressed in large specimens of *Eryosuchus* and the brachyopoid *Batrachosuchus*; all pers. exam.).
11. Fenestra Meckeli long and slender, 1/5 mandibular length (also in *Eocyclotosaurus* sp. from the Moenkopi Formation, Arizona, and *Cyclotosaurus posthumus* from the Middle Stubensandstein of Germany).

Assignment of other finds referred to *Mastodonsaurus*

The following species and fragmentary specimens have been originally or at some stage assigned to *Mastodonsaurus*, but thereafter turned out to be either synonyms of other species, or nomina dubia.

Mastodonsauridae [non *Mastodonsaurus*]:

- *Mastodonsaurus vaslenensis* MEYER, 1847–55 is clearly a mastodonsaurid and probably conspecific with *Heptasaurus cappelensis* (WEPFER, 1923). However, as this find is lost since World War II, and moreover lacks definite diagnostic features of *Heptasaurus cappelensis*, it cannot be taken as senior synonym of the latter, which thus retains validity.
- *Mastodonsaurus keuperinus* FRAAS, 1889 is clearly a mastodonsaurid. This applies, however, only to the snout fragment, which differs markedly from all co-occuring stereospondyl amphibians (*Cyclotosaurus*, *Metoposaurus*, *Hyperokynodon*) in the presence and position of the tusk holes in the premaxilla, the position of the naris, as well as the breadth and position of the lateral line sulci.

- *Mastodonsaurus ingens* TRUSHEIM, 1937 is probably also a junior synonym of *Heptasaurus cappelensis* (WEPFER, 1923), but this must await re-investigation of WEPFER's original material (SCHOCH in preparation).
- *Parotosuchus mechernichensis* (JUX & PFLUG, 1958) is clearly not a *Cyclotosaurus*, as its first describers thought, but a mastodonsaurid. It comprises a posterior skull table, with the orbits partially visible and the squamosal embayment partially preserved. According to all observed diagnostic features, definite mastodonsaurid characters are present (size of the orbits, proportion of frontals and jugals, and length of the parietal and supratemporal). It bears greatest similarities with *Heptasaurus*, and I herewith suggest to provisionally classify it as *Heptasaurus* cf. *cappelensis*.
- *Mentosaurus waltheri* ROEPKE, 1930 is quite probably a mastodonsaurid. The interclavicle is very large, but undiagnostic, whereas the sculpturing and proportions of the mandible are typical of the family. The missing hamate process and postglenoid area, however, render a definite assignment difficult.

Capitosauridae:

- *Mastodonsaurus robustus* QUENSTEDT, 1850 is a synonym of *Cyclotosaurus robustus* (QUENSTEDT, 1850).
- *Mastodonsaurus cyclotis* QUENSTEDT, 1850 (implicitly) is a synonym of *Cyclotosaurus robustus* (QUENSTEDT, 1850), referring to the same material as *M. robustus*.

Nomina dubia are:

- *Mastodonsaurus meyeri* MUENSTER, 1834 is clearly a nomen dubium. It consists of a single labyrinthodont tooth that might stem from any of the larger stereospondyl taxa occurring in the Mittelkeuper.
- *Mastodonsaurus andriani* MUENSTER, 1843 bears the same problems as the aforementioned taxon.
- *Mastodonsaurus durus* COPE, 1866 is clearly a nomen dubium. It might belong to a metoposaurid rather than a capitosauroid, as WELLES & COSGRIFF (1965) point out, although this is only inferred from its stratigraphical and geographical position.
- *Mastodonsaurus silesiacus* KUNISCH, 1885 is a nomen dubium. It bears resemblance to advanced capitosaurids, such as *Tatrasuchus kulczyckii* or *Kupferzellia wildi*, might however as well stem from a more primitive capitosauroid form such as *Parotosuchus nasutus*.
- *Mastodonsaurus fuerstenberganus* (MEYER, 1847–55) (spelled *M. fürstenbergensis* by ZITTEL 1890, but referred to the same specimen) was assigned to a new genus erected for it, *Meyerosuchus*, by KAMPHAUSEN 1989). I consider this to be a nomen dubium, as it lacks any definitely diagnostic features; an assignment to *Stenotosaurus* or *Eocyclotosaurus* would be equally plausible by the structure of the anterior palate, although these two genera are regarded as only distant relatives by KAMPHAUSEN (1989).
- *Mastodonsaurus lavisi* (SEELEY, 1876) is a nomen dubium, based on indeterminate material. The associated, very fragmentary specimens, however, bear close resemblance to *M. giganteus*, especially the circum-orbital elements (PATON 1974: figs. 5, 7b).

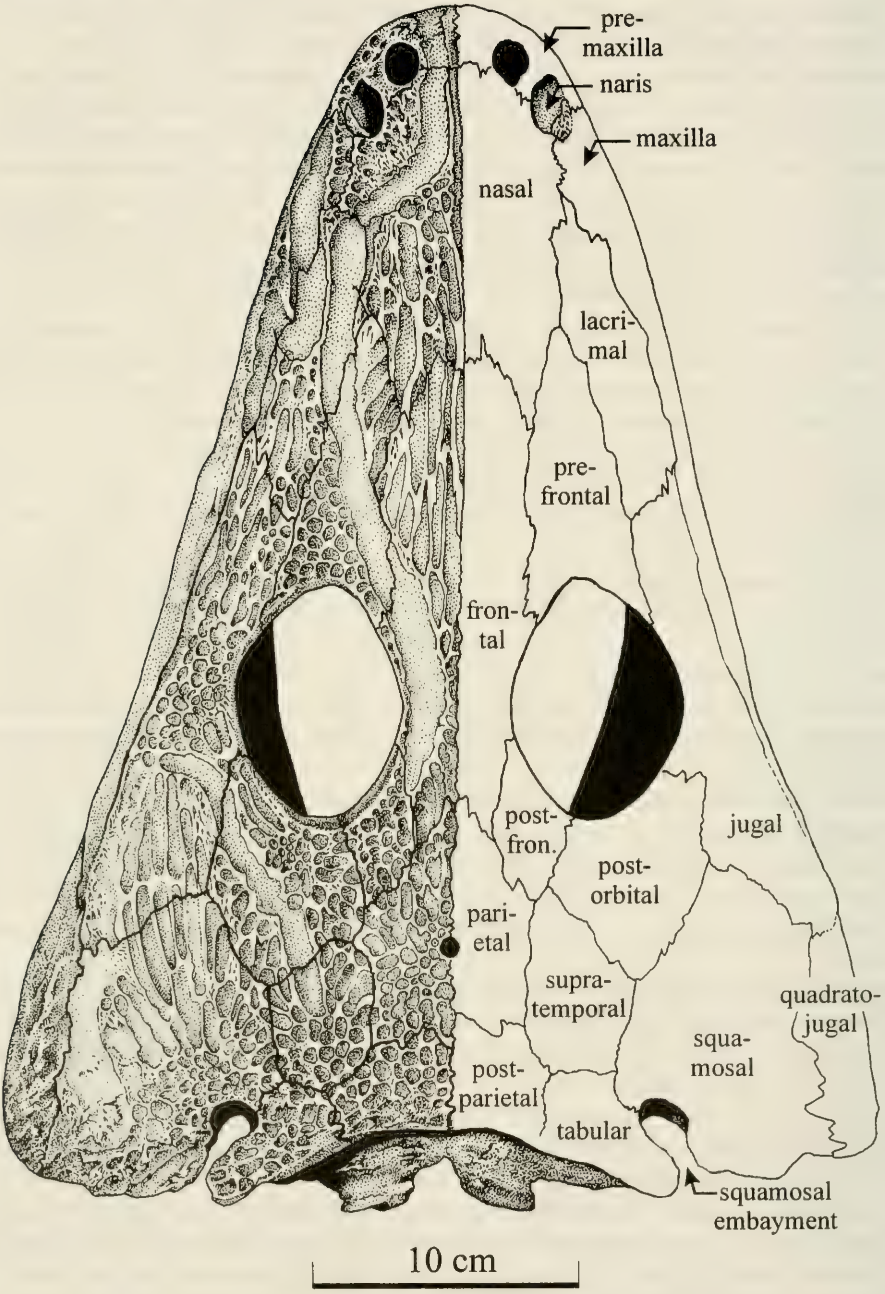

pre-
maxilla
naris
maxilla
nasal
lacri-
mal
pre-
frontal
fron-
tal
post-
fron.
jugal
post-
orbital
pari-
etal
supra-
temporal
quadrato-
jugal
squa-
mosal
post-
parietal
tabular
squamosal
embayment
10 cm

Fig. 9. Skull roof of *Mastodonsaurus giganteus* with anatomical terms mapped. Note the differences in the geometry of sutures, such as the failure of the supratemporal to contact the postfrontal on the right side. Figure based on SMNS 54678 (see also plate 3).

Capitosauroidea:
- *Mastodonsaurus weigelti* Wagner, 1935 is considered a junior synonym of *Parotosuchus nasutus* (Meyer, 1858) (see Welles & Cosgriff 1956: 65).
- *Mastodonsaurus* sp. (Schmidt 1928) is an undiagnostic mandible fragment from the Middle Buntsandstein of Altensteig. It does not bear any definite mastodonsaurid features, but instead possesses additional teeth posterior to the symphyseal tusks, which is entirely untypical of the Mastodonsauridae.

3. Comparative osteology

3.1. Cranial anatomy

3.1.1. General structure

The skull of *Mastodonsaurus giganteus* is one of the most attractive exhibition items of any Triassic fossil collection. It strikes by its flatness, the elongated snout with the threehundred teeth, and the very large orbits which suggest enormous eyes. The skeleton reminds of a crocodile yet the structure is too different even to misguid a layman.

Mastodonsaurus is different in many aspects from all Recent tetrapods, which is especially apparent in the cranium. Instead, it is much closer to the primitive condition of tetrapods (Hennig 1983; Schultze & Arsenault 1985; Panchen & Smithson 1987; Janvier 1997; Clack 1998). The main differences are found in the palate, which characterizes the genus as an advanced temnospondyl, having wide interpterygoid vacuities.

The composition of the skull roof is readily compared to that of *Ichthyostega* sp. (Jarvik 1996), with minor differences in the proportions of elements (figs. 9, 10). The mandible is slightly more distinct from that of the earliest tetrapods, especially in possessing a large Meckelian window on its lingual side, and in the presence of a conspicuous retroarticular process. The palate and occiput of *Mastodonsaurus* clearly deviate in several aspects from the plesiomorphic pattern: the pterygoids and parasphenoid are anteriorly separated by extensive interpterygoid vacuities, the basipterygoid articulation is lost and, instead, extensive sutures exist in this region between pterygoids, parasphenoid, and the exoccipitals. In the occiput the exoccipitals are the only enchondral bones, making up widely separate, paired condyles of enormous size. The sculpturing of the dermal bones in *Mastodonsaurus* is also very characteristic. This particular type of bone surface, consisting of polygonally arranged ridges, is found almost as a rule in basal tetrapods and clearly is a groundplan feature. Among Recent groups it occurs only in large, hyperossified anurans and, moreover, rather frequently in crocodiles.

The skull of *Mastodonsaurus* has immediately apparent unique features (figs. 8, 9). The outline of the head forms an elongated, isoceles triangle. Its margins taper fairly continuously towards the narrow, bluntly ending snout. Irrespective of the gigantic size of the skull, the orbital fenestrae are very large, nearing 1/4 of the skull length. Moreover, the outline of the orbit is ir-regular in forming an elongated oval which is markedly pointed anteriorly (Meyer & Plieninger 1844; Fraas 1889). A similar orbit shape occurs only in distant taxa such as baphetids (Beaumont 1977) and procolophonids (Ivachnenko 1987). Consequently the jugals, postfrontals, and prefrontals cover much smaller areas than in related taxa. *Mastodonsaurus* is further peculiar in the large extent of skeletal ossification. This concerns most regions of the cranium, including the braincase. The neurocranium of Kupferzell *Mastodonsaurus* is beautifully preserved and thanks to the attentive treatment by the preparators at Stuttgart it offers a unique possibility to study the complete cranial osteology.

The threedimensional structure of the skull is very characteristic. In contrast to most other capitosaurs, the orbits are not raised above the flat skull table. The height of the skull increases continually but only very slightly from the snout to the occiput. Squamosals and tabulars comprise the most elevated regions of the head. On top of the skull table proper there is almost no relief, with the exception of the anterior part of the supratemporals where a weak depression may be found in some specimens. Besides sculpturing, the only relief is produced by the wide supraorbital sulci of the lateralis system.

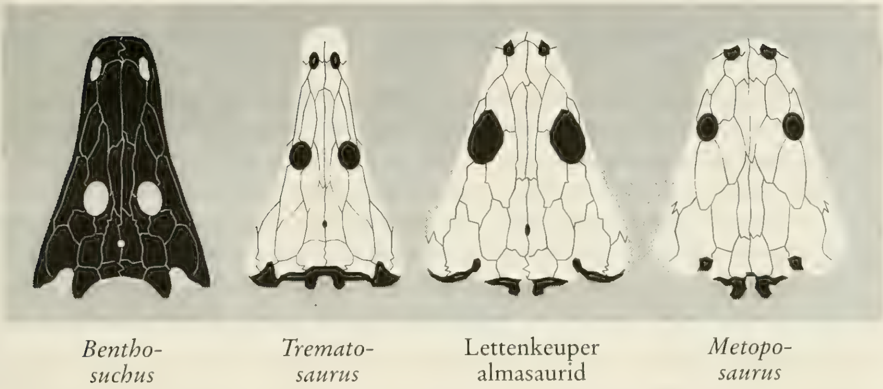
3.1.2. Skull roof

The skull roof is throughout made up of very thick dermal ossifications which contact one another by means of complex, serrated sutures. The sculpturing is intense and frequently overprints these sutures, although co-ossification remains the exception (figs. 9, 11). Overprinting by sculpturing is the main reason for the difficulty to find most sutures in the Gaildorf specimens, a fact which had long precluded a comparison of *Mastodonsaurus giganteus* to other labyrinthodonts. MEYER (1847–55) and FRAAS (1889) gave provisional images of the proportion of the skull roofing elements which they probably gathered from irregularities in sculpturing. MEYER's illustration is fairly diagrammatic yet generally sound (1847–55: pl. 61, fig. 4), whereas FRAAS' (1889: fig. 1) interpretation of the posterior skull table departs clearly from the situation found in the originals. In the Kupferzell material practically all sutures can be studied in great detail. The cranial anatomy of *Mastodonsaurus giganteus* provided here therefore relies predominantly on material from this locality.

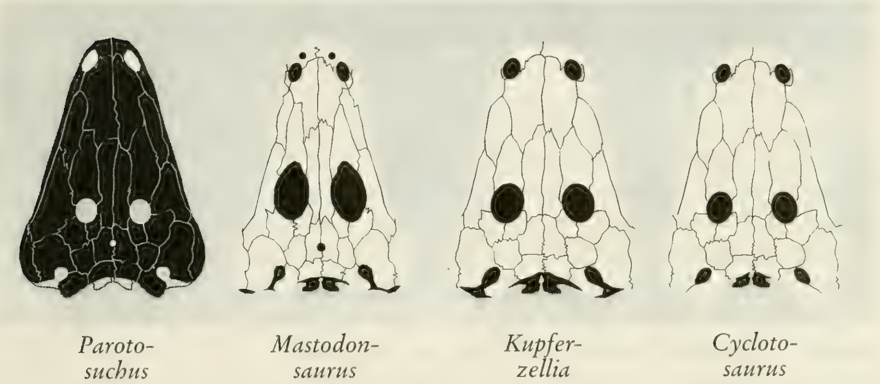
Transsection reveals that the dermal bones of *Mastodonsaurus* contain countless tiny pores and channels. BYSTROW (1935) studied sections of *Benthosuchus* bones and carefully described a similar situation in that comparatively small capitosaur. Characteristically the pores occur in the lower two thirds of the element, whereas the upper, most shallow portion consists of numerous parallel sheets of bone. These uppermost layers produce the prominent sculpturing ridges by means of intensified growth at discrete points. Following BYSTROW, the pores are arranged in a complexly internested channel system. He distinguished several types of channels which are also observable in the various specimens from Kupferzell. The arrangement of the pores is most characteristic as it corresponds with the sculpturing pattern: foramina occur in the pits and grooves mainly. The deepest part of each of these grooves usually contains a large pore, and in elongated grooves there is a whole series of pores of different size.

Preservation

The skull roofing elements are throughout very well preserved in the Kupferzell material. The sculpturing is uncrushed and not affected by wearing such as some exposed palate elements were. Only in one specimen the skull roofing bones have a surface apparently affected by dissolution. This specimen was found "palate-up" in the grey marl with the skull roof sticking to the bottom and the occiput being un-



trematosauroid stereospondyls



capitosauroid stereospondyls

Fig. 10. The skull roof in selected temnospondyl amphibians, not to scale. Throughout the group, the number of dermal bones and the general pattern of sutures is remarkably conservative, although there is a wide range of proportions. All diagrams are based on personal observations.

crushed. Among the occipital dermal bones, compaction has resulted in a displacement of tabulars and postparietals against the exoccipitals. Sometimes the columnae verticales and the paroccipital processes are also entirely mashed, leaving a completely fragmented, anatomically unresolvable fabric. Three major types of mechanical destruction are observed in skull roofing bones.

1. Major fractures with large-scale displacement of fragments but preservation of most anatomical details:
   - transverse fractures in the long elements of the snout (frontal, nasal, lacrimal);
   - squamosal and tabular with radial fractures whose origin being in the most exposed areas;
   - displacement along sutures occurs only in the most exposed areas (tabular, postparietal, or in marginal elements which connect skull roof to palate (jugal, maxilla, quadratojugal).

2. Fine fractures:
   - oblique fractures arranged in various systems that overcross one another affect most dermal bones.
3. Distortion of dermal bones:
   - tabular and squamosal (surrounding squamosal embayment);
   - vertically oriented parts of dermal elements (lamina ascendens pterygoidei, lamina descendens squamosi);
   - well-ossified ventral parts of tabular and postparietal contacting processes of exoccipital (columna verticalis, paroccipital process);
   - dorsal process of jugal rotated into a steeper angle with the palatal plane.

Taphonomy

Taphonomic evidence is mainly gathered from finds of isolated skull roof bones and the record of partially disarticulated specimens (e.g. SMNS 80913). The collecting of taphonomic data at the excavation site was constrained by the short time interval in which excavation was possible. The amount of excellent material recovered and the possibility to collect numerous taphonomic data from the finds themselves, however, are nevertheless a most lucky and highly exceptional situation.

The most likely areas to fall apart in the skull roof of *Mastodonsaurus* are accordingly the cheek and tooth-bearing margin. On the contrary, the posterior skull table appears to be the most stable region. This is not clearly apparent from the topography of sutures, but was controlled by the binding effect of the braincase which is attached at several points to the median roofing series and the supratemporal. In the snout region the median series also is the most stable region. The premaxillae, nasals, and frontals are often found in concert, whereas lacrimal plus maxilla and prefrontal more easily disintegrate. Lacrimal, maxilla, and palatine together make up another fairly stable unit, whereas the jugal and postorbital very often are dislocated. These data are preliminary conclusions from ongoing studies on the body of taphonomic evidence available from the Kupferzell excavation. I am indebted to Dr. R. Wild for his comments on the settings of certain specimens, and his generous donation of numerous slides which he photographed on his own during the excavation.

Premaxilla

The tip of the snout is especially well ossified. Strong tooth arcades and the olfactory passage are located in close proximity to each other. The premaxilla supports the median roofing series by a broad suture with the nasal. Its three main branches are: (1) the dental ramus (dental shelf) which forms the tooth-bearing anterior margin of the skull, (2) the alary process that connects the skull roof with its margin, and (3) the processus vomeralis which connects the dental shelf to the vomer (figs. 12, 15).

The dental shelf is ventrally entirely flat and widens medially, and on top of it the labyrinthodont teeth are borne in acrodont fashion. The dentition is heterogenous but generally stronger than that of other capitosaurs. The four medialmost teeth which are arranged in a transverse row are the largest. Further posterolaterally, towards the maxilla, tooth size decreases markedly. Altogether 18 to 19 teeth are present. Their bases are elongated perpendicular to the longitudinal axis of the arcade. Throughout the smaller teeth are arranged equidistantly, with the tooth bases almost in contact. These laterally extended tooth bases cover the dental shelf almost completely. The surface of the shelf itself is concave transversely, a feature typical of all marginal tooth arcades (premaxilla, maxilla, dentary). All tooth crowns are bent lingually, irrespective of their size.

The processus vomeralis is a posteromedian outgrowth of the dental shelf which separates the symphysial tusks. It firmly connects the medially broadened dental shelf to the vomer; the suture may disappear in large specimens. The width of the processus vomeralis is solely determined by the position of the symphyseal fangs, as exemplified by comparison to other capitosaurs. The general structure of the snout is not influenced by these particular differences and thus rather uniform throughout the group. The premaxillar symphysis is sometimes co-ossified. The processus vomeralis is ventrally convex and cylindrical in transverse section. Its surface is smooth and covered only by very fine striations which supposedly trace connective fibre orientation.

The symphyseal tusks of *Mastodonsaurus* are extraordinarily large and always penetrate the skull roof. The position of these rather unusual fenestrations is different among the capitosaurs possessing them. In *Mastodonsaurus* and *Eocyclotosaurus* they sit anterior to the nares, tunnelling the alary processes, whereas in *Cyclotosaurus* they penetrate the nasals medial to the nares (Fraas 1889; Kamphausen 1989). However, the size and proper position of these fenestrae is variable in the Kupferzell specimens. Their size is not strictly correlated with skull size.

Sculpturing covers the whole alary process as well as the dorsomedial wall of the dental shelf. It consists of a network of ill-defined, broad and rounded ridges. The depressions increase in size towards the posterodorsal portion of the alary process. There is a clear size difference between the sulcus supraorbitalis and the depressions in its proximity, a feature not found in smaller capitosaurs, where a distinction between the actual lateral line sulci and mere ornamentation is sometimes difficult (Schoch 1997a).

Nasal

The nasal of capitosaurs is a very conservative element, and in *Mastodonsaurus* it is only striking by its narrowness (fig. 9). The length of the nasal and frontal is generally relatively greater in capitosaurs as compared to plesiomorphic taxa such as *Sclerocephalus* or *Eryops* (Sawin 1941; Boy 1988) and more similar to that of the actinodontid-grade *Cheliderpeton* and *Intasuchus*, and the very *Rhinesuchus*-like "archegosaurs" *Melosaurus* and *Konzhukovia* (Konzhukova 1955; Gubin 1984; Boy 1993; Werneburg & Schneider 1996). The tendency in capitosaurs to form a conservative naso-frontal suture type is further very conspicuous: the frontals are medially wedged between the nasals and converge towards a point in the midline. The nasals in turn are set in between the prefrontals and frontals posteriorly. Laterally they contact the lacrimals, anterolaterally the maxillae, and anteriorly the premaxillae. Rather unusual in capitosaurs is the long nasomaxillar suture, resulting from the relatively short lacrimal.

The shape of the nasal is that of an elongated rectangle which widens in its middle third. The sculpturing of the element is very characteristic. It is divided into two unequally large areas by the wide sulcus supraorbitalis. Throughout the radially arranged ridges have their centre at the margin of the sulcus.

The anterolateral, sculptured region bears a network of small, polygonal ridges which are arranged radially, the centre being at the edge of the flexura medialis of the sulcus. The sulcus supraorbitalis forms a very broad, shallow groove which has a largely smooth surface. Only sporadically there occur small foramina, situated in slight depressions within the sulcus. The margin of the sulcus is bordered by sculpturing ridges, and there is a zone immediately next to the first ridges which is covered by very fine, short stripes. Ventrally the nasal is attached to the anteriormost ethmoid region of the neurocranium. This may eventually ossify completely, being attached with its roof laterally to the planar inner surface of the nasal.

Frontal

The frontals of *Mastodonsaurus giganteus* are especially slender elements, and clearly differ from those of all other capitosaurs by this feature (figs. 9, 10). Laterally they form the intermediate part of the orbital rim, separating the prefrontal and postfrontal to an extent untypical even of capitosaurs. Because of the enormous size of the orbits the frontals are laterally slightly constricted. In their median extension they are markedly longer than the nasals and thereby the longest bones of the medial series. Their shape is that of elongated rectangles, the sutures with prefrontals being largely serrated and irregular though. In many specimens the frontal reaches well double the length of the parietal, by which the species differs clearly from *Heptasaurus*. The frontal contacts the nasal anteriorly, the prefrontal along its anterolateral margin, the postfrontal posterolaterally, and the parietal posteriorly. Typically, the anterior frontal sutures converge towards the midline, where their anteriormost extension is reached. This converging is, however, subject to variation, interestingly to a larger degree than it is in other capitosaurs.

Sculpturing on the frontal is dominated by long and slender ridges, as well as the very impressive supraorbital canal of the lateral sense. The latter is relatively very wide, about half the breadth of the frontal itself, and slightly increase in width anteriorly. Its course parallels the medial rim of the orbit, therefore bending anterolaterally in the posterior third of the frontal.

The ventral surface of the frontals forms a plane and is nearly smooth, with the exception of faint traces left by the attachment site of the braincase. This contact is sutural in most specimens and maximally continuous along the entire width and length of the sphenethmoid. There are no descending processes formed by the frontals, such as typical of the parietals throughout capitosaurs, or on the frontals such as in *Cyclotosaurus robustus* (FRAAS 1913). The sphenethmoid always expands over almost the entire width of the elements in the interorbital region. Anteriorly, the extension of sphenethmoid ossification varies considerably, but roughened ventral surface of the frontals suggests a tight contact to the braincase irrespective of its state of mineralization.

Parietal

Mastodonsaurus is characterized by an elongate parietal which exceeds the length of the postparietal and prefrontal by far. This is most uncommon among capitosaurs, but an abundant feature in plesiomorphic temnospondyls (figs. 8–10). In contrast to all these, the frontal and nasal of *Mastodonsaurus* are still distinctly longer than the parietal. In most specimens it contacts the following bones: the frontal anteriorly, the postfrontal anterolaterally, the supratemporal laterally, and the postparietal posteriorly. In addition, a common suture with the postorbital may eventually be established in cases where the postfrontal is posteriorly small.

The position of the pineal foramen is in the posterior third of the parietal which is an unusual feature for capitosaurs, and advanced temnospondyls in general (Shishkin 1973). This posterior position results from the relative elongation of otic, laterosphenoid, and epipterygoid regions in the endocranium. By this, *Mastodonsaurus giganteus* differs from other basal tetrapods with a similarly elongated parietal, such as the Colosteidae, Trimerorhachidae, and Brachyopidae (Watson 1956; Shishkin 1973; Smithson 1982).

Like in other medial elements, the sutures with the lateral neighbours and the medial counterpart are generally smoother than those with the anterior or posterior elements. Ventrally, the parietal is attached to the middle part of the roof of the sphenethmoid. This is accomplished by means of elongated sagittal crests that are borne by the otherwise smooth ventral side of parietal.

Postparietal

The postparietal is one of the morphologically most invariable elements in capitosaurs. It differs largely in its relative size, but hardly varies in morphology (fig. 10). It forms the posteromedial edge of the skull roof, connecting to the exoccipital by means of a slender descending outgrowth, the lamina supraoccipitalis. The roofing part is roughly quadrangular in outline and exceeds only slightly the width of the parietal to which it connects by an externally variably shaped suture line. The supratemporal also shares a variable, but in general rather short suture with it which is straight, and finally the relatively large tabular connects to it by means of a serrate suture posterolaterally. Finally the posterior margin of the skull roof is clearly concave in dorsal view, which is a widespread feature among temnospondyls.

Ventrally, the columna verticalis (exoccipital) firmly connects to the rather short descending process of the postparietal. The occipital part of the postparietal is very well ossified and slopes posteroventrally, being markedly thickened in medially. The whole occipital area is very much roughened, suggesting fleshy insertion of epaxial musculature. The dermal sculpturing consists of equally-sized, quadrangular polygons, which fail to connect to those of the neighbouring elements. The internal side of the bone is smooth except for the ventral suture surface of the processus supraoccipitalis.

Lacrimal

The lacrimal bridges the long space between the jugal and the anterior part of the snout, connecting the maxilla with the nasal and the prefrontal. It bears the supraorbital and infraorbital canals of the lateralis system, which are of huge size in this region (figs. 8, 9). Most of the dorsal surface of the lacrimal is in fact dominated by the impressions of these canals, so that only a small area in the posterior corner is sculptured in the typical way. The lacrimal does neither border the orbit nor the naris. It connects, however, to the palatine by means of a short and stout column, which tightly connects the palatine tusk region to the roof. This column has not been reported in other capitosaurs and may be a particular device of this genus or species, whose snout region is among the most flattened in temnospondyls.

Unlike the prefrontal, this bone does not differ in morphology or size as compared to other capitosaurs. It is about as long as the prefrontal, and only slightly narrower than the nasal. The contact to the latter comprises about , of the entire length of the bone. The lateralis canals occupy each about half of the width of the bone, whereby the supraorbital canal is straight though widens anteriorly, and the infraorbital canal curves in sigmoid fashion to give the flexura lacrimalis.

Prefrontal

The huge size and anterior extension of the orbital fenestra affects the posterior morphology of the prefrontal, whereas the anterior portion does not differ from the general structure of other, narrow-snouted capitosaurs (figs. 9–10). The element is however, most different in proportion from that of typical capitosaurids and benthosuchids. As pointed out before, the preorbital region of *Mastodonsaurus* is much abbreviated with respect to other genera, and this is most obvious in the prefrontal. The peculiar shape of the mastodonsaur skull is particularly due to the unique structure of the prefrontal region: moderately wide mid-level, very large orbits, and a narrow yet rather short snout.

The prefrontal wedges in between the medial and marginal series of the skull roof, and in *Mastodonsaurus giganteus* is basically a triangular element with a pronounced posterior indentation. The latter has the shape of an isoceles, wide triangle, making up 1/3 of the orbital window. In particular the posterior margin is much thickened and the area immediately anterior to this is the most elevated and clearly sculptured region. The supraorbital canal passes right through the imaginal centre of the bone. Thereby the canal widens conspicuously and carves into the otherwise markedly sculptured, planar dorsal surface of the bone. The canal leaves the prefrontal in its anterior third laterally to run through the lacrimal, and the suture between these elements abruptly curves in medial direction at this point. The internal side of the prefrontal is smooth with the exception of the rim of the orbital window that may be cevered by fine stripes in some specimens. In addition in the posterior third of the element, there is a deep groove which runs and deepens anteriorly, finally terminating in a large foramen.

Postfrontal

The postfrontal is widely separated from the prefrontal (which it contacts in all plesiomorphic capitosaurs and temnospondyls in general), and this to an extent unparalleled among capitosaurs (fig. 10). The element forms part of the posteromedial border of the orbit, and it wedges in between the postorbital, supratemporal, and parietal. In few cases a failure to contact the supratemporal is observed, and the parietal then has a moderately long suture with the generally large postorbital. The shape of the postfrontal is constrained by the narrow skull, the large orbit, and the rather long postorbital skull table to which it contributes only a minor component though. It forms an elongate oval or rectangle, does not constrict the parietal anteriorly, and forms at best half of the concave posterior border of the orbital window. The sculpturing is overprinted rather than interrupted by the supraorbital canal which is very weak and frequently terminates before it leaves the bone posteriorly. It consists of asymmetrical polygons which open posterolaterally and converge towards the orbital rim. The internal face of the bone is smooth, but may carry a weakly developed depression in the posterior part.

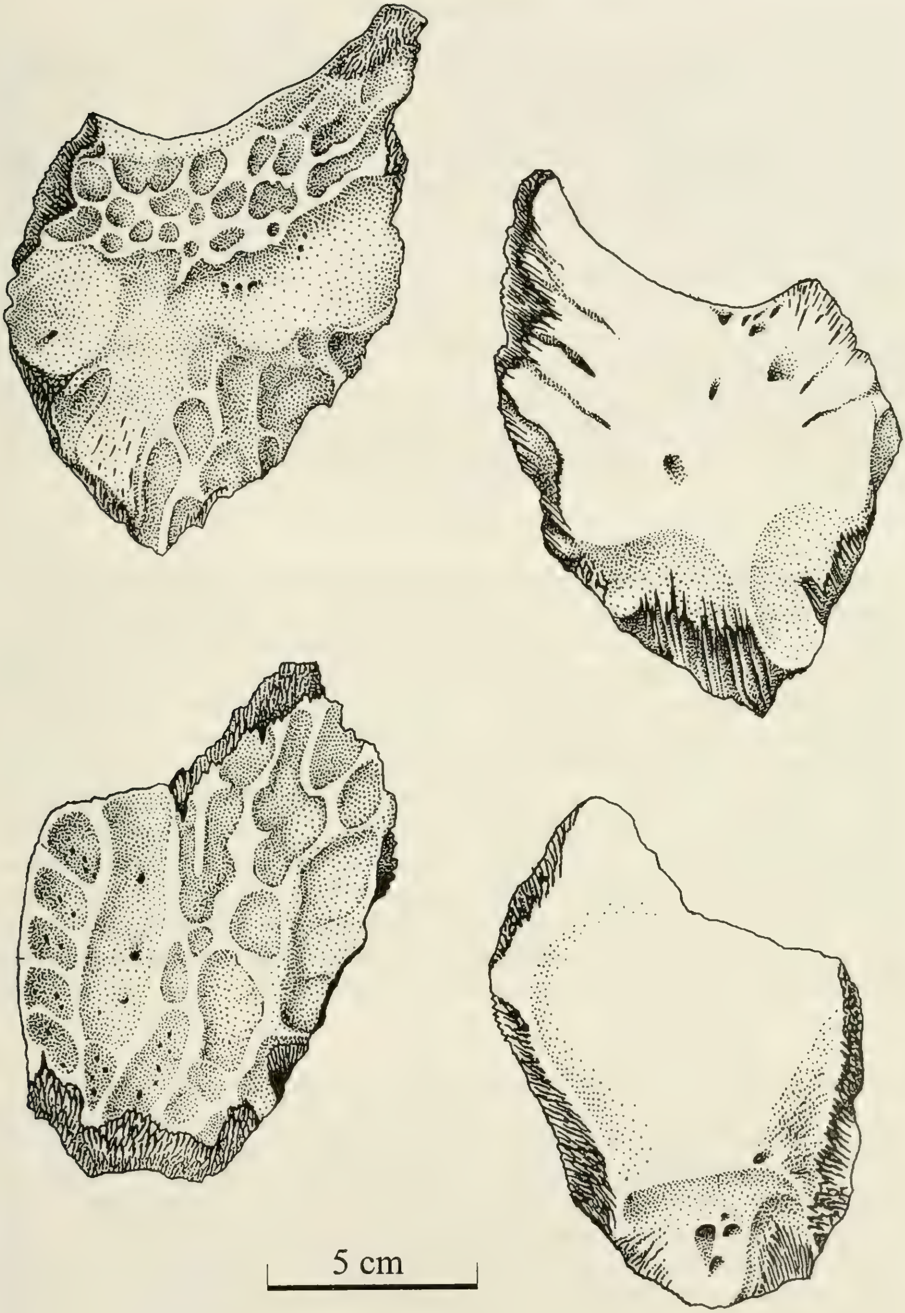


Fig. 11. Two dermal skull roofing elements of *Mastodonsaurus giganteus*, the postorbital (above) and supratemporal (below). The pronounced ornamentation on the dorsal surface (left side) is typical of bones and osteoderms growing in a relatively shallow position within the dermis. The inner or ventral surface is smooth with the exception of muscle scars and foramina for nutritive vessels, nerves, and tendons.

Postorbital

This is the dominant element in the postorbital region (figs. 8, 9). It is much longer than in many other capitosaurs, and its structure differs significantly from that figured by FRAAS (1889), to which most authors referred. The shape of the bone is more like in *Eryosuchus* or *Benthosuchus* than in most *Parotosuchus* species or *Cyclotosaurus*. It attains the outline of a nearly symmetrical pentagon with the symmetry axis orientated roughly sagittally.

Unique for *Mastodonsaurus giganteus* though is the length of the postorbital; it deeply wedges in between the supratemporal and squamosal. SHISHKIN (1980) was mistaken in assuming that there was no anterolateral process of the postorbital, which may indeed be very pronounced in this species; his interpretation relied on the false illustration of FRAAS (1889).

The sculpturing is arranged radially, consisting of distally widening and enlarging polygons. Instead the orbital rim is thickened and has a marked slope towards inside the orbit. The internal side of the bone is mostly smooth.

Supratemporal

The supratemoporal covers one of the most variable regions in the temnospondyl skull roof, but unlike more plesiomorphic genera [e.g. *Sclerocephalus*, see BOY (1972, 1988)] there is never an additional element (intertemporal) present. However, the bone may eventually fail to contact the postfrontal (fig. 9), a situation sometimes found in temnospondyls for which individual variation is known (BOY 1972). The supratemporal is peculiar in being remarkably narrow and proportionately small in *Mastodonsaurus*. Generally it has an asymmetric-hexagonal shape, with straight and unserrated sutures. The dermal sculpturing is well-defined. It consists of radially arranged polygons that tend to be elongated anteriorly, and which are strongly developed at the suture with the postorbital, overprinting the latter frequently. The temporal canal of the lateral sense is variably expressed, but in any case terminates slightly posterior to the central point of the bone. On the ventral side, the supratemporal bears a transverse ridge in its posterior third, and in addition to this several pores or larger foramina may be present. The anterior part of the bone has sometimes a weak depression on the internal side.

Tabular

This element forms the well-ossified posterolateral cornerpiece of the skull table, and it holds a key position regarding the architecture of this region. It contacts the squamosal anteromedial to the otic notch by means of a broad and serrated suture (fig. 9). The contact with the supratemporal is straight, whereas that with the postparietal varies but often is markedly curved and serrated. The tabular never contacts the squamosal posterior to the otic notch (as it does in *Cyclotosaurus*, *Eocyclotosaurus*, and various other capitosaurs), largely because of the poorly developed crista falciformis. The distal end of the tabular is, however, very strongly ossified and of stout appearance, and in contrast to most plesiomorphic capitosaurs is directed laterally rather than posteriorly (cf. *Benthosuchus*, *Wetlugasaurus*, *Parotosuchus nasutus*, *P. orenburgensis*, etc). It resembles closest the tabular in *Parotosuchus pronus* and *Eryosuchus garjainovi*, but in *Mastodonsaurus* may be highly variable in shape.

The ventral side of the bone bears a ventromedially directed process, the processus paroticus, which is blade-like, with widened anterior and posterior surfaces. It meets the exoccipital in a broad, serrated suture, thereby binding the occipital condyle to the lateral corner of the roof. Medially the parotic process frames the supraoccipital fenestra, which in *Mastodonsaurus* is very high and roughly triangular. The ventral surface of the tabular is complicated, being roughened especially in the area posterolateral to the base of the parotic process. Anterior to this base, which terminates in a sharp crest (crista tabularis externa), there is a large muscle impression.

Maxilla

The maxilla forms a large, completely dentigerous shelf bearing in between 85 and 100 throughout uniform teeth. For most of its length it is narrow and rather thin, with a convex dorsolateral surface and a flattened dentate shelf. The suture to the ectopterygoid and palatine is set in a marked and broad furrow that corresponds with the tooth arcade of the dentary. The tooth shelf in particular is remarkably thin, and posteriorly forms a sheet borne by the jugal ventral process and the quadratojugal (fig. 13).

The maxilla makes a well-defined contribution to the skull roof, especially anterior to the lacrimal, where it contacts the nasal. Further it borders the naris posterolaterally, although this part is overgrown by the dermal portion of the septomaxilla. There the maxilla contacts both the palatine and vomer, in the choanal region slightly broadening medially on the palatal side. For most of its length it forms the lateral rim of the skull, and by its structure and sculpturing (fine ridges only) it is distinct from all other roofing elements. It contacts the quadratojugal posteriorly, but often the immediate contact zone is broken.

The teeth are for most of its length of almost similar size and morphology. The tooth bases are characteristically anteroposteriorly compressed, giving flattened anterior and posterior surfaces. Obviously this is a device to gain a very dense tooth arcade. The tooth crowns are only very slightly bent medially, and are of conical shape. Carinae, such as described for *Cyclotosaurus hemprichi* (KUHN 1941), are not observed.

Jugal

A most characteristic element in the skull roof of *Mastodonsaurus giganteus* is the jugal, which has a concavely curved lateral margin, where it slopes towards the maxilla. It medially borders the large, oval orbital window (fig. 9). In transverse section the bone is convex towards the lateral side, with the dorsal and roofing part being a laterally slightly sloping plate. The jugal wedges in between the maxilla and palatine (and ectopterygoid, respectively) on the ventral side, and further forms the posterior edge of the marginal tooth arcade (fig. 13). The dentigerous, rather thin-walled elements are framed by this ventral process of the bone, and it has even a well-defined, ventrally triangular face on the palatal side.

Squamosal

The cheek is amongst the most elevated and strongly ossified regions in the head, a part which is largely formed by the squamosal. This element gives the posterior skull its characteristic shape (fig. 9). It connects the skull table to the margin, forms the largest part of the roof of the upper adductor chamber, and its posterior slope helps supporting the musculature of the neck and/or the depressor mandibulae. Its most elevated region is the posterior margin and the squamosal embayment (otic notch), of which it forms about one half. The posterior rim bears a pronounced crest, the crista falciformis. This is most similar to *Parotosuchus nasutus* and *Eryosuchus garjainovi* in not being posteriorly much extended and therefore far separate from the tabular. However, this is a condition which underlies particular developmental change, and the otic notch may near closure in large specimens. The resulting morphology is, however, quite different from that of *Cyclotosaurus* or similar forms.

The sculpturing of the squamosal is arranged radial from the frame of the otic notch, and the polygons tend to increase in length thereby. In addition, the ridges tend to become thinner yet higher distally, and are confluent with similar such ridges on the jugal, quadratojugal, and postorbital. In the whole anterior cheek region it is often difficult to identify the sutures because of this strong overprinting. On the ventral side the roofing part of the squamosal is roughened in several areas, especially posteriorly near the apex of the strongly convex, elevated region. The posteriorly sloping occipital portion is formed by the lamina ascendens of the squamosal, which is thin-walled and overlaps the pterygoid and quadratojugal ventrally.

Quadratojugal

The subtemporal window is laterally framed by the quadratojugal, which forms the posterolateral corner of the skull roof and integrates the quadrate trochlea into the framework of the palate, cheek, and occiput (figs. 9, 13). The quadratojugal is very massive and quite tightly set in a frame made by the jugal, squamosal, and pterygoid. It has only a minor occipital component that is significantly overlapped by the squamosal, but forms out a stout ventral process that abuts laterally against the quadrate. This process thins anteriorly where it curves to parallel the skull margin and finally merges into the main plane of the element anteriorly. Posteriorly, on the occipital face, the quadratojugal is pierced by a large paraquadrate foramen, and there again the lateral margin bears a prominent crest.

The sculpturing is of a similar type as that of the squamosal and jugal, and the centre of divergence is at the lateral margin of the roofing portion of the bone. The internal side reveals the large degree of overlapping by the squamosal, but is otherwise rather smooth. The subtemporal window is bordered laterally completely by this bone, which tends to curve convexely, especially in the largest specimens. The quadratojugal transsects the palatal plane, and terminates in a bulge lateral to the subtemporal fenestra. There is no contact to the maxilla, a feature found among most capitosaurs and paralleled in several other, more distant basal tetrapod clades.

Orbital windows

The orbits of *Mastodonsaurus giganteus* have long been known to be of peculiar size, morphology, and structure (MEYER & PLIENINGER 1844; FRAAS 1889). The length of these windows is about , skull length, and their shape is long-oval with a pronounced anterior, triangular extension (figs. 1, 8, 9). PATON (1974) was mistaken in stating that this anterior extension was an artifact of preparation in the Gaildorf specimens, a fact proved by the Kupferzell material.

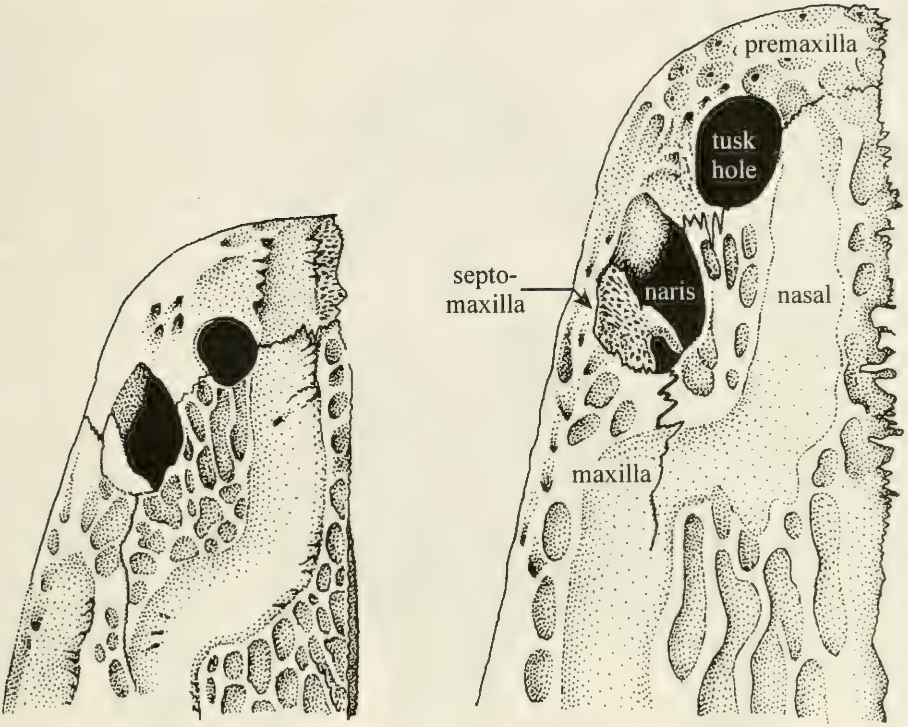


Fig. 12. Two growth stages of the preorbital region in *Mastodonsaurus giganteus.* The septomaxilla has two portions, a lateral one which participates in the bordering of the naris, and a medial and internal one, which supported the narial duct as in Recent salamanders.

Because of the huge size of these windows, the morphology of the bones anterior, lateral, and medial to the orbits is partially significantly different from that of other capitosaurs. In particular, the prefrontals are much shorter posteriorly, the jugals and frontals are very narrow. The rim of the window is unsculptured and thickened. It may be entirely smooth or covered by numerous fine stripes.

The paradox that the cranial morphology of *Mastodonsaurus* appears immature though the species is larger than any other temnospondyl has often struck scientists. The notion of such an immature morphology (e.g., large eyes in small skulls, which make surrounding elements appear rudimentary and juvenile) is sometimes transferred to large animals which have a similar morphology for entirely different reasons.

Naris and septomaxilla

The nares of *Mastodonsaurus giganteus* are proportionately relatively small, which is expectable from the large size of the skull. They are widely separated, sitting close to the margin of the skull, but slightly more posterior in position as compared to most other capitosaurids (fig. 12). The outline of the naris is very characteristic in being longitudinally oval with slightly pointed anterior and posterior ends.

The posterolateral portion may be slightly extended in most specimens, a feature found in *Wellesaurus*, *Kupferzellia*, and *Cyclotosaurus*, as well (Welles & Cosgriff 1965; Schoch 1997a).

As the snout is very much flattened, the naris forms only a slit (in transverse section) which leads into the very narrow and straight narial ductus. This passage is medially and ventrally constricted by the thickened roof for the vomerine tusk sockets. The ductus consequently narrows to one half of its anterior diameter and curves markedly laterally to end in the small, rounded choana proprieta, which then opens ventrally towards the reniform choana palatalis. There is no trace of an ossified nasal capsule, and also no attachment site for parts of the cartilaginous capsule are found. In any case the whole structure of the narial region suggests that the nasal capsules were underdeveloped with respect to most temnospondyls, and especially if compared with apparently terrestrial and lung-breathing forms as *Eryops* (Sawin 1941), *Zatrachys* (Boy 1989; Schoch 1997a).

Surprisingly though, a definite septomaxilla is present in the naris of *Mastodonsaurus giganteus*. It is integrated into the dermal skull roof at the posterolateral rim of the naris, where it forms a concave-convexe stripe of well-sculptured bone (fig. 12). This element has a posteromedial process which points into the narial passage. This process is very thin and narrows medially, and is only present in larger specimens. It is unclear whether it actually floored the passage (which is suggested by preservation) or pointed, in half upright posture, into the otherwise unossified part of the narial duct.

Review on the structure of the skull roof

The skull of *Mastodonsaurus* is composed of extraordinarily massive, planar elements which differ considerably in size but are throughout similar in thickness. There is only one temnospondyl genus with a comparable amount of ossification at nearly the same size, namely *Eryosuchus* from Kazakhstan (Ochev 1966, 1972; pers. exam).

The arrangement of sutures partially matches the topography of the endocranium (figs. 19–20). In addition, the proportions of the medial and temporal series are correlated with those of the otic, epipterygoid, and sphenethmoid ossifications. This is important for comparing the cranium with those of other capitosaurs in which the braincases are sufficiently known. The posterior rim, formed by postparietals and tabulars, is thickened and forms a descending occipital lamella.

The sutures are tight due to a pronounced serration along all spatial axes: the superficially visible suture is continued into the depth to interfingering bone layers of both elements (fig. 11). The result is an entirely akinetic cranium, a condition which is clearly derived among early tetrapods.

Mastodonsaurus has an overall very flat skull which lacks a pronounced slope anterior to the orbits. It is most similar to the capitosaurids *Wellesaurus peabodyi* (Welles & Cosgriff 1965), *Eryosuchus garjainovi* (Ochev 1972), and *Parotosuchus pronus* (Howie 1970) in this respect, and it differs clearly from that of *Cyclotosaurus*, all other *Parotosuchus* species, *Eocyclotosaurus*, and *Benthosuchus* (Bystrow & Efremov 1940).

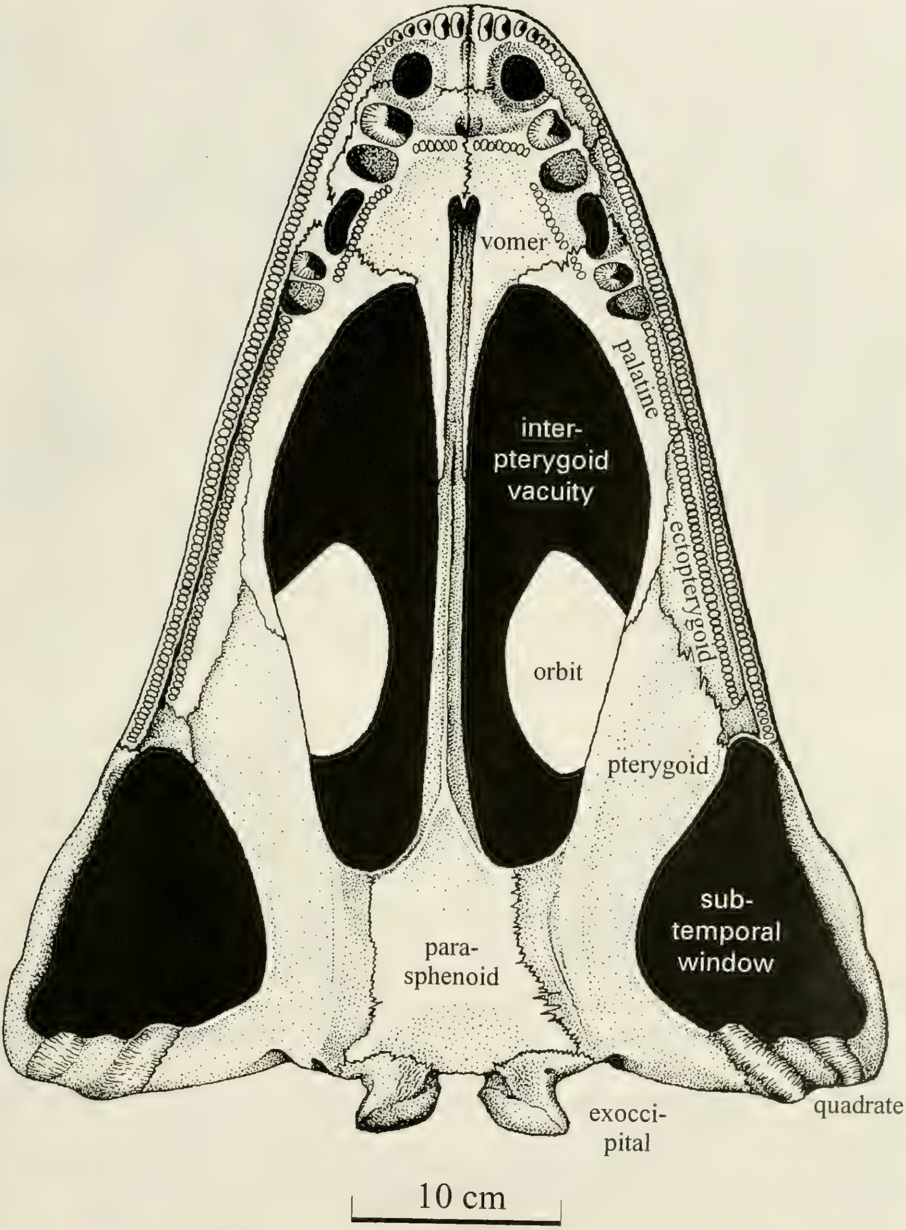

vomer
palatine
inter-
pterygoid
vacuity
ectopterygoid
orbit
pterygoid
sub-
temporal
window
para-
sphenoid
exocci-
pital
quadrate
10 cm

Fig. 13. The skull of *Mastodonsaurus giganteus* in ventral view (SMNS 54675). Characteristic are the two dental arcades, the large tusks in the anterior palate, and the strongly sutured and elongated basicranium.

3.1.3. Palatal dermal elements

The structure of the palate of *Mastodonsaurus* is in all aspects that of what has been conceived an advanced capitosaur (Romer 1947; Watson 1951, 1962). The interpterygoid vacuities are very large, having more than half the skull length and together two thirds the skull width (figs. 13–14). They do not completely match the position of the orbits, because they are constricted by the stout palatine rami of the pterygoids posterolaterally. The cultriform process of the parasphenoid is narrow and rather weakly ossified.

Jaw articulation, occipital condyles, braincase, and marginal tooth arcade are to be firmly integrated by the palatal dermal bones. A predominant role in this context play the parasphenoid and pterygoids (fig. 13). As the occipital and quadrate condyles are extraordinarily massive in larger capitosaurs, the pterygoids and parasphenoids tend to be very stout in these.

The dentition of the mastodonsaur palate is especially generalised and uniform. It consists largely of two parallel rows which roughly indicate the gape of the animal. The outer row is formed by the teeth of the maxilla and premaxilla and contours the outline of the snout. It is separated from the inner row by a narrow groove posteriorly and by the choana and the symphyseal tusks anteriorly. In two regions a specialised tooth pair of the inner row grows to large size to form palatal fangs. These are situated posterior and anterior to the choana. Besides the described tooth arcades there are no tooth-bearing regions. The ventral surfaces of the pterygoids and parasphenoid which in many basal tetrapods are vaulted and dentigerous, are instead smooth and flattened in *Mastodonsaurus*.

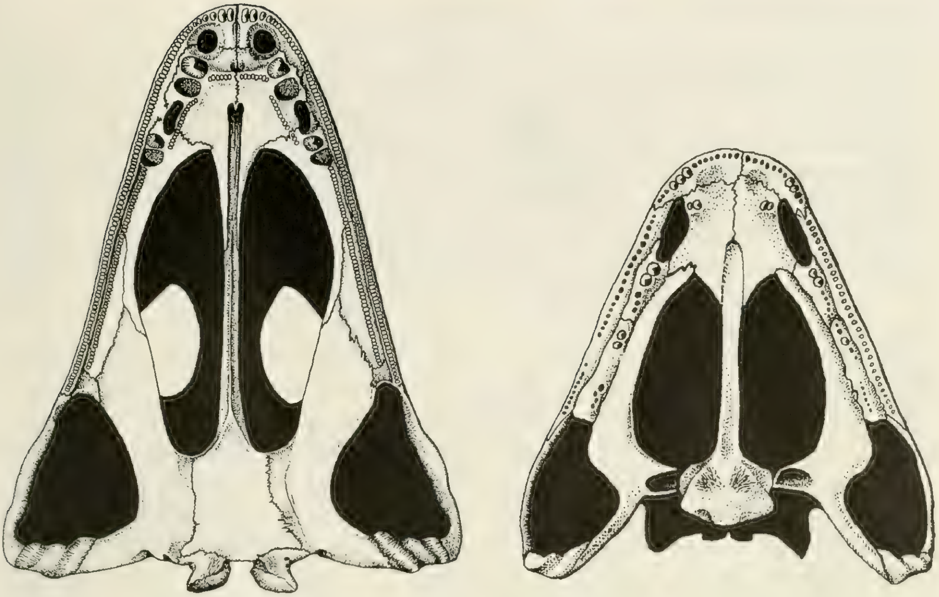
Preservation

The palate is usually somewhat more affected by compaction than the skull roof. This does however not concern the teeth which generally are neatly preserved in situ in upright position and without major fractures. Empty tooth sockets are obviously not the result of taphonomic decay. There are basically two types of significant preservational bias affecting the palate of *Mastodonsaurus* in the Kupferzell material:

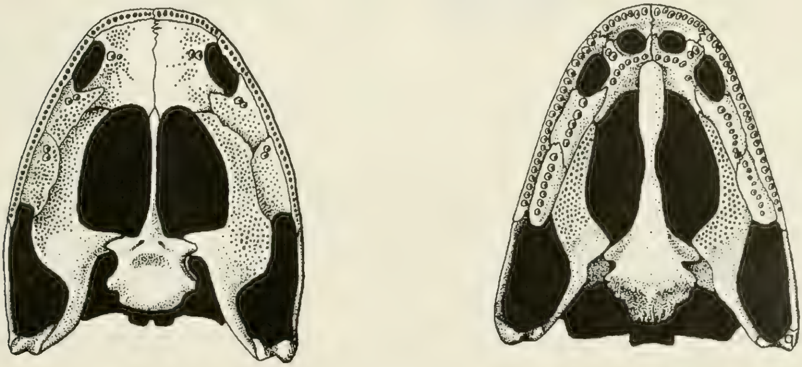
1. Major fractures have lead in certain well-defined regions to slight displacements of structural units. Such fractures occur in the following regions:

- transversely in the posterior third of the basal plate of the parasphenoid (and sometimes the quadrate ramus of the pterygoid);
- obliquely in the palatine ramus of the pterygoid (close to or along its suture with the ectopterygoid);
- transversely in the cultriform process (in various regions, but most frequently transversely along its contact with the basal plate);
- obliquely along the sutures of the quadrate trochlea, tending to isolate this structure;
- transversely in the narrowest regions of the palatine;
- along the suture between maxilla and palatine and ectopterygoid.

2. Dissolution is rare and confined to the most exposed regions such as the sagittal crest of the parasphenoid. This crest frequently appears to have been “worn off” for still unclear reasons. As the preparation was carried out throughout very cautiously, an early diagenetic partial dissolution of bone seems to be more probable.



Mastodonsaurus *Sclerocephalus*



Balanerpeton *Trimerorhachis*

Fig. 14. Palates of selected temnospondyls, exemplifying the proportion of the pterygoid, parasphenoid, and interpterygoid vacuities. Not to scale. *Balanerpeton* and *Trimerorhachis* are primitive forms, which have large pterygoids and extensive tooth patches on the palatal elements. *Sclerocephalus* is a stem-stereospondyl, representing a moderately advanced temnospondyl condition. *Mastodonsaurus* is an extreme variation of the latter, with a strongly ossified and akinetic skull.

Except for one skull, all crania were found in roof-up position, with the palate sticking in a slightly more finegrained layer. The preservation of fine structures such as sutural surfaces, attachment sites for cartilage and musculature, and nutritive foramina is nevertheless throughout excellent.

Vomer

The ventral snout region is dominated by large tusk pairs of vomer and dentary, an almost continuous row of small "circum-vomerine" teeth, and the palatine tusks (figs. 13, 15). This is the typical condition throughout capitosaurs; somewhat similar situations are found in *Ichthyostega* (JARVIK 1996: fig. 25) and *Trimerorhachis* (CASE 1935); see fig. 14. *Mastodonsaurus* is peculiar among capitosaurs in having extremely large fangs whose bases occupy a considerable area. Generally the tooth sockets have about twice the size of those in other large capitosaurs. The only exception is a still undescribed giant *Eryosuchus*-like form from Kazakhstan (M.A. SHISHKIN, pers. comm).

The vomer is the main supporting structure of the snout floor, firmly connecting the tooth-bearing margins of the skull to the ossified floor of the braincase (parasphenoid). The choana, a small, slit-like internal opening of the olfactory passage, is wedged in between the giant fangs of palatine and vomer sagittally and between the maxillar and vomerine tooth arcades transversely. The vomer is a long-rectangular plate which increases in thickness anteriorly. It contacts the following elements: the premaxilla anteriorly, the maxilla laterally, the palatine posterolaterally, and the cultriform process (parasphenoid) posteriorly. The latter contact is established by broad posteromedial processes (pr. parasphenoidales) that form a frame into which the parasphenoid is set in firmly. In *Mastodonsaurus* the processus parasphenoidales do not unite in the midline, so that the cultriform process is exposed ventrally. This is the condition found throughout true capitosaurids (sensu ROMER 1947), i.e. excluding *Benthosuchus*, *Wetlugasaurus*, and the Trematosauridae (BYSTROW & EFREMOV 1940). The parasphenoid hence separates the vomers in the midline up to the dentigerous region at their anterior rim where they meet in a tight suture. The exposed area of the cultriform process characteristically forms a countersunk, anteriorly deepening drain (fodina vomeralis). This drain bifurcates as it enters the canal formed by the vomers. It is bordered by a thickened margin of the vomers that may eventually form a shallow bulge. Further, the canal ends shortly anterior to the transverse vomerine tooth row in a single exit foramen. The median suture between the vomers, which is established along only 1/3 the whole length of the vomers, is serrated and sometimes even co-ossified. The parasphenoid process is thick at its base and compressed-oval in cross-section, but narrows posteriorly to form a thin sheet which moves into a more steep angle relative to the palatal plane as it nears its posterior end.

The symphysial tusks of the dentary are framed by an anteromedial and an anterolateral process of the vomer. The former (pr. fenestralis) contacts the posteromedial process of the premaxilla (pr. vomeralis), whereas the latter (pr. subnarialis) binds the vomer tightly to the medial wall of the premaxillar dental shelf (fig. 15). The aperturae praemaxillares are entirely separated by vomer and premaxilla whose suture is longer than the diameter of each of the aperturae. The anterior rim of the vomers is massive and declines gradually from the base of the transverse tooth row towards the apertural region. The latter is most similar to those of capitosaurids (*Parotosuchus, Eryosuchus, Cyclotosaurus*) in the morphology of the transversely elongated depression in which the aperturae proper are situated.

The ventral surface of the bone is flat and covered with numerous pores occurring in a broad string that runs medial to the circumvomerine tooth arcade. These pores

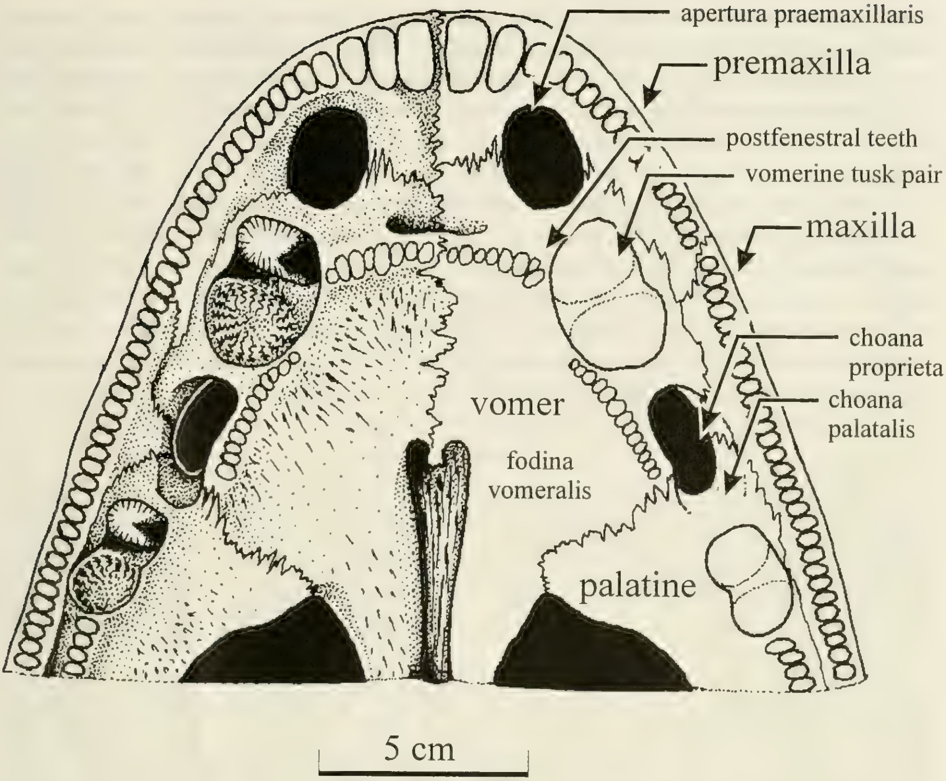


Fig. 15. Anterior portion of the palate in *Mastodonsaurus giganteus* (SMNS 54678). The large symphyseal tusks penetrated the premaxillae through paired openings anterior to the vomerine tusks. A second row of teeth, internal to the premaxillar-maxillar dental arcade, is a characteristic feature of most stereospondyls. In *Mastodonsaurus* the contrast between the tiny marginal teeth and the giant tusks is conspicuous.

open posteriorly, suggesting an intense vascularization of the base of the tooth arcade. The cultriform process further overlaps the vomer dorsally, reaching almost up to the fenestral process. It sits in a depression on the dorsal side of the vomer such as known in *Benthosuchus sushkini* (Bystrow & Efremov 1940: fig. 8). The dorsal surface of the vomer is otherwise smooth and without clear relief.

The vomerine tusk pair is situated at the anterolateral corner of the ventral side of the vomer, next to the region where vomer, premaxilla, and maxilla meet. The long axes of the tusk bases are oriented perpendicular to the long axis of the vomerine tooth arcade. This suggests that the large fangs are developmentally a derivate of the proper vomerine tooth arcade and have just greatly become enlarged. The vomerine tusks are larger than those of the palatine and only slightly smaller than the dentary symphyseal tusks. They occupy half the anterior width of the vomer. The rims of their empty sockets are slightly elevated, and the vomer is dorsally fused to the lacrimal in this region.

The circumvomerine tooth arcade consists of (1) a transverse row of 10–11 small teeth (dentes postfenestrales), (2) the tusk pair, (3) a sagittal row of 15–17 small teeth (dentes parachoanales). The postfenestral and parachoanal tooth rows bear the smallest teeth in the jaws of *Mastodonsaurus.* They are uniform, equidistant, and have medially and posteriorly bent crowns. Their tooth sockets are slightly raised above the vomerine surface, and the postfenestral tooth row has a straight, well-defined base raised above the flat surface of the vomer.

The sutures with the premaxilla and maxilla run lateral to the vomerine tusks, where the latter two bones contact at about midlength. The vomero-maxillar suture converges posteromedially towards the rim of the choana. Finally the suture with the palatine is curved and relatively longer than in the more plesiomorphic capitosaurids, separating the palatine from the vomerine parachoanal tooth rows, it first runs posteriorly and then bends medially where the palatine forms the entire anterolateral rim of the interpterygoid vacuity, finally abutting against the parasphenoid process of the vomer medially.

Choanal region

In plesiomorphic genera such as *Lydekkerina*, *Benthosuchus,* or *Wetlugasaurus* the choana forms an elongate oval, situated between the vomerine and palatine tusks and bordered by parasagittal tooth rows on both sides. In *Parotosuchus* the choana is merely a narrow and long slit, whereas in *Cyclotosaurus* it is instead very short and round to subcircular. Intermediate choanal shapes are possessed by *Eryosuchus*, *Wellesaurus*, and *Mastodonsaurus.*

The choanal region of *Mastodonsaurus giganteus* is reniform with its long axis aligned parallel to the maxillar tooth row. It is bordered by the vomer medially and anteromedially, the maxilla laterally, and the palatine posteriorly (fig. 15). The anterior end is rounded and broader than the posterior one which is constricted laterally. At least in *Mastodonsaurus*, two different openings have to be distinguished: (1) the reniform rim outlined by the palatal elements at the level of their plane ventral surfaces (choana palatalis, chpa), and (2) the proper opening of the olfactory passage towards the dorsal portion of the snout (choana proprieta, chpr). The former is 1/3 longer than the latter and constitutes the structure usually referred to as choana in temnospondyls. Further, the choana palatalis lies in the same plane as the ventral surface of the vomer, whereas the choana proprieta is aligned with a plane clearly inclined towards the palatal plane. The medial frame of the choanal region is straight vertical, thus both palatal and proprietal openings end exactly at the same medial level. Instead, the lateral and posterior walls of the choana palatalis are curved and incline rather shallowly to finally form in the rim of the choana proprieta which is distinctly further anteromedial.

The morphology of the choana proprieta is similar to that in the figure Meyer (1847–55) gave of the giant, now lost *Mastodonsaurus* skull from Gaildorf. The choana palatalis is most similar to that of *Eryosuchus*, *Wellesaurus* in being only moderately long, and it differs conspicuously from the broad choana of *Kupferzellia* and *Cyclotosaurus.* In small forms such as *Kupferzellia* or *Eocyclotosaurus*, there is no internal opening (choana proprieta) because of the low extent of ossification.

Parasphenoid

The parasphenoid is the longest and most differentiated component of the dermal palatal ossifications. It differs markedly in thickness and structure in its various regions. By its structure it can be readily divided into two architecturally different components: the basal plate and the cultriform process. The former is an elongated trapezoidal plate which floors the hindbrain and auditory capsules and firmly connects the pterygoids and exoccipitals (fig. 13). Its thickness increases markedly towards the extensive sutures with the latter two bone pairs. The cultriform process instead is a slender and rather delicate structure, strut-like in ventral view and roughly U-shaped in transverse cross-section. It connects the basal plate, of which it appears to form an anterior outgrowth, with the vomer. There is, however, developmental evidence according to which a separate origin of the two parasphenoidal units can be assumed (LEBEDKINA 1979; SCHOCH 1992).

The basal plate forms a well-ossified block in which the pterygoids and exoccipitals meet; it therefore constitutes the main integrating unit in the posterior palate. The resistance against forces from the quadrate and occipital condyles is certainly as important as the tight contact to the floor of the braincase cartilages and bones. As in basal tetrapods in general, the parasphenoid is almost the exclusive bearer of the endocranium. Also primitive for tetrapods is a basicranial articulation of which the basal plate forms part (ROMER 1947; WATSON 1962; BEAUMONT 1977; PANCHEN 1980; JARVIK 1996). In the plesiomorphic state there is no suture, but instead an elaborate joint between pterygoid and parasphenoid. This condition is found in plesiomorphic temnospondyls like *Edops* and *Trimerorhachis* (ROMER & WITTER 1942; WATSON 1956), and may even be present in advanced forms such as *Platyoposaurus* (KONZHUKOVA 1955). Capitosaurs instead are characterised by a completely flattend basal plate which contacts the pterygoids along extended sutures. In large genera like *Mastodonsaurus* or *Cyclotosaurus* this suture is extremely long and the morphology of the palatal elements strongly altered with respect to other capitosaurs. ROMER (1947), amongst numerous others, stressed this and took the morphology of the basicranial region as main guide in his phylogenetic reasoning. Others (OCHEV 1966; SHISHKIN 1980) on the contrary emphasised this region because they believed it be subject to manifold convergences. Any of these ways, the basal plate is a predominant structure that merits special attention. Its dorsal surface is, after the study of the braincase itself, most significant for the reconstruction of the position of endocranial elements.

Mastodonsaurus giganteus possesses a particularly extended basal plate which has elongated and very tightly fitting, partially co-ossified sutures with the pterygoids (fig. 13). These sutures run posterolaterally, giving the basal plate a roughly trapezoidal outline. In the posterior fourth of its length, the basal plate extends laterally to give an extended contact to the exoccipital. The pterygoid instead has only a short suture with the latter. There are clear differences to *Cyclotosaurus* or *Eocyclotosaurus* which have superficially similar, elongated basal plates. These genera lack the described posterolateral extension of the basal plate and instead the pterygoid contacts the exoccipital there by means of a pronounced posterior process.

The ventral surface of the basal plate is entirely smooth and forms a marked longitudinal bowl that continues for a short distance onto the base of the cultriform process. Such a depression is present in all capitosaurs, but is more clearly established in plesiomorphic forms such as *Parotosuchus orenburgensis*. The continuation of the depression onto the basal plate is instead confined to large genera such as *Cyclotosaurus* and *Mastodonsaurus*, among the advanced capitosaurs. The narrow anteriormost portion of the basal plate continues gradually into the base of the cultriform process, its lateral margins curving faintly. The suture with the pterygoid constitutes a plane that slopes weakly in lateral direction. The surface of this plane is roughened, with numerous small interfingering processes alternating from both sides. The large area and structure of this suture suggests a tight fitting, the result is an entirely akinetic basicranial region. Along the posterior margin the basal plate is firmly connected to the exoccipitals; its medialmost part slightly projects behind the level of this suture and separates the exoccipitals. Such a posterior portion is usually covered by paired 'muscular pockets' (WATSON 1962) supposed to form origin sites for hypaxial musculature. In *Mastodonsaurus* these fossae are very variable in size, position, and expression. In any case they are not as predominant as in most other capitosaurs, and especially their length is minimal as compared to *Parotosuchus*, *Lydekkerina*, and *Rhinesuchus* (SCHROEDER 1913; BROILI & SCHRÖDER 1937a, b; WATSON 1962). A definite crista muscularis, that is a sharp-cut transverse edge bordering the posterior sunk area (termed by BYSTROW & EFREMOV 1940) is not throughout present.

The dorsal side of the basal plate has a rugose surface and is attached to several ossified units of the endocranium (fig. 18). These are, from anterior backwards, (1) the laterosphenoid portion, (2) the basisphenoid region, (3) the otics, (4) the exoccipitals, and (5) the basioccipital ossification. All of these leave well-defined attachment areas, between which the surface is markedly smoother. The basal plate itself bears a complex system of crests and depressions, which are from posterior to anterior: (a) the medial crista basioccipitalis, (b) the paired cristae paroccipitales, (c) the paired cristae parapterygoideae, and (d) the paired cristae laterosphenoidales at the base of the cultriform process. Cristae paroccipitales and parapterygoideae converge towards a common point where they form a slightly raised point. This point is almost exactly at midlength of the basal plate in *Mastodonsaurus*.

The well-ossified laterosphenoid region of the braincase is tightly set in the region between the cristae laterosphenoidales, as transverse section revealed. The crests become higher but thin anteriorly, keeping their width roughly. Anteriorly they bear the sphenethmoid proper, which is not separable from the laterosphenoid ossification. The unpaired laterosphenoid unit is easily distinguished from its ventral supportings by the finer structure, the lighter colour, and the larger extent of compaction. This portion of the basal plate is fairly smooth and was probably not directly covered by cartilage. There are two pairs of foramina situated lateral to the cristae laterosphenoidales. BYSTROW & EFREMOV (1940: fig. 10) homologised these foramina as palatine ramus (the outer) and internal carotid ramus proper (the inner) of the carotid artery. The single entrance foramen was supposed to be at the posterolateral corner of the basal plate, anterior to the suture with the exoccipital. SHISHKIN (1968) and BOY (1988) agreed with this concept by homologizing similar foramina in other eryopoid species. In *Mastodonsaurus* the position of the exit foramina is very similar to that in *Benthosuchus sushkini*, whereas the proper entrance foramen is more difficult to localise, and perhaps may be variable in position. The basal plate of *Mastodonsaurus* differs from that of plesiomorphic capitosaurs by its anterior extension particularly. This is most evident by the relative position of markers, such as (1) the crista parapterygoidea, (2) the conical recess, and (3) the internal carotid foramen. Whereas in *Benthosuchus*, *Wetlugasaurus*, *Parotosuchus*, and *Kupferzellia* they are arranged sagittally very close to each other, in *Wellesaurus* and particularly *Mastodonsaurus* there is a long distance between the former two and the lattermost of these points. The epipterygoid, basisphenoid, and laterosphenoid regions are consequently longer. The floor of the laterosphenoid region (the dorsum sellae region) ends medial to the attachment of the basisphenoid. Whereas the former is an entirely unpaired element, the latter is separated partially by it and its attachment areas on the basal plate are far distanced. These areas are roughly triangular, and have about 2/3 the extension of the epipterygoid cross-section at this level. The epipterygoid does only have a very narrow attachment site on the basal plate, otherwise expanding on top of the basipterygoid ramus of the pterygoid exclusively. Medial to the epipterygoid, and slightly posterolateral to the basisphenoid, there is a short crest which attaches to the otic ossification (the crista basipterygoidea of the otic). Thus the epipterygoid, otic, and sphenethmoid-laterosphenoid ossifications are closely packed in this region; whether this situation is unique for *Mastodonsaurus* or simply an expanded yet topographically otherwise primitive state is yet to be elucidated.

The floor of the auditory capsule was apparently entirely cartilaginous and attached only at certain points to the basal plate. Such a contact is evident from rough markers on the bottom of a depression bordered by the parapterygoid crest, the epipterygoid, and the basisphenoid. This bowl-shaped depression is exactly medial to the conical recess, forming the apex of the floor of the auditory capsule. The parapterygoid crests are almost straight transverse, such as in *Kupferzellia* and *Wellesaurus*, but unlike in *Benthosuchus*. In *Mastodonsaurus* they meet in the midline where they form a slightly elevated medial crest, into which the paroccipital crests converge, as well. The cristae parapterygoideae have a rather complex surface: strictly speaking they bifurcate laterally by splitting into an anterior and posterior portion. The anterior part runs strictly transverse and continues into the gradually widening base of the epipterygoid. That means that parasphenoid and pterygoid are indeed co-ossified in this region. The posterior part runs slightly posterolateral, forming the posterior wall of the chamber of the stapes. Anterior and posterior parts of the crest are separated by a laterally widening groove, out of which a prominent boss rises close to the point of bifurcation. This is the site to which the ventral process of the stapes is attached, as cross-section clearly shows. The crista paroccipitalis rises from the posterior portion of the crista parapterygoidea. It widens posterolaterally to give a large suture for the attachment of the subtympanic process of the exoccipital.

The posterior part of the basal plate is demarcated by the prominent, anteromedially curved cristae paroccipitales which together outline a semicircle. The height of these crests increases posterolaterally, where they form stout attachment areas for the otics and exoccipitals. Inside this semicircle the surface of the plate forms a depression (fossa basioccipitalis of Bystrow & Efremov 1940) which is sagittally elongate and ends bluntly at the transverse posterior margin. In *Mastodonsaurus* this bowl is partially subdivided by a crest that originates at the midpoint of the posterior margin (where it is highest) and runs about half the length of the bowl, continually shallowing towards there. The entire surface of these crests and the bowl contains grooves and ridges which converge towards the apex of the semicircle formed by the paroccipital crests. Well-preserved specimens suggest that the entire surface of the fossa basioccipitalis was covered by cartilage. The ossification of this cartilage follows a pattern already known from other capitosaur genera (e.g. *Eryosuchus tverdochlebovi*, Ochev 1972). According to the topography of this cartilage a homologization with the basioccipital is rather straightforward (Sawin 1941). The first portions to ossify are the regions lateral to the crista basioccipitalis, and they may eventually attach to the submedullar processes of the exoccipitals. Only in some specimens the extent of ossification is larger, comprising a large part of the fossa basiocciptalis. Characteristically, ossification of this region is recognised as a fine cover by a granular substance which easily disintegrates. Only the paired anlagen lateral to the crista basioccipitalis reach a bodily structure, rising markedly above the surface of the bowl. These paired anlagen are very similar in shape and position to the lateral portions of the basioccipital in *Eryops* (Sawin 1941: pl. 7, fig. B).

The cultriform process comprises more than 2/3 the length of the skull. It forms the largest part of the medial border of the interpterygoid vacuities. The sphenethmoid element, which is variable in its extent of ossification, is completely floored by the cultriform process. This contact is established by the cristae sphenethmoidales which are outgrowths of the dorsolateral margins of the element. The sphenethmoid is set in the space delimited by these cristae, and its side walls connect to these almost without a visible suture.

Ventrally, the cultriform process bears a ridge which rises from the converging lateral margins at about the posterior third of the length of the orbits, and persists up to the level of their anterior end. The height and surface structure of this ridge is variable, it is however clearly different from the sagittal crests present in various other capitosaurs (*Thoosuchus, Parotosuchus oreburgensis, Eocyclotosaurus, Cyclotosaurus*). Rather it resembles the more cylindrical rod-like cultriform process typical of *Parotosuchus nasutus* (Schroeder 1913). The base of the process is ventrally markedly depressed. Instead, the anterior third of the element is slightly convex posteriorly and gradually becomes concave, as the process is framed laterally by the vomers. The transverse cross-section of the element is U-shaped posteriorly, V-shaped about at midlength, and finally transversely oval to flat in the anterior third.

Palatine

The interpterygoid vacuities are laterally framed and separated from the marginal tooth arcades by the palatine and ectopterygoid. In *Mastodonsaurus* these bones are comparatively slender and thin (fig. 13). Posteriorly the palatine tooth row is separated from the vacuity by only a narrow stripe of planar and smooth bone. There the interpterygoid vacuities reach their widest measure. The palatine is an intercalated strut which (1) connects the vomer posterolaterally to the skull margin, (2) borders the choana posteriorly, (3) bears a pair of prominent tusks, and (4) forms part in the supporting of the continuous inner tooth arcade. It connects to four bones: to the maxilla laterally, the vomer anteromedially, the pterygoid posteromedially, and the ectopterygoid posteriorly. Among those the contact to the pterygoid is typical of capitosaurs, in which the palatine ramus of the pterygoid is reduced anteriorly. The proper contact is established by means of an elongated and slender posteromedial process of the palatine; the ectopterygoid is thereby completely excluded from the bordering of the interpterygoid vacuities.

The palatine tooth arcade altogether comprises in between 25 and 30 teeth of different size. Basically three regions can be arbitrarily distinguished (from posterior forewards): (1) a posterior row of 20–25 similar-sized and equidistant, (2) a pair of large tusks, and (3) three to six tiny teeth of the parachoanal tooth row. The teeth of the first and third groups are set in almost without a clear base, but instead rise directly from the flat plane of the ventral surface. Only the lateral and medial margins of the tooth sockets are slightly raised above this surface. The latter is otherwise entirely smooth. The medial margin of the palatine is in its middle part rounded but otherwise forms a rather thin sheet of bone. The anteriormost tooth pair is very large, forming the posteriormost of the palatal tusk pairs. It is situated well posterior to the choana palatalis, whose posterior part is formed entirely by the palatine.

Medial to the tusk pair the palatine is very wide, forming almost the complete anterior rim of the interpterygoid vacuities by means of a medial protuberance which is sutured to the vomer in serrated fashion. The anteriormost part of the interpterygoid vacuity is very narrow because of the broadening of the palatine in this region which is at the level of the posterior tusk. The suture with the maxilla runs anteromedially, at about midlength of the choana palatalis towards which it converges.

Dorsally the palatine contacts the lacrimal by a posteriorly directed spine which it meets in a horizontal, flat suture, a contact which was first observed and named in *Benthosuchus sushkini* (Bystrow & Efremov 1940).

Ectopterygoid

This element is almost of the same length as the palatine, but clearly forms the larger part of the continuous tooth arcade borne by these bones. The ectopterygoid contacts the maxilla laterally, the palatine anteriorly, the pterygoid posterolaterally, and the jugal posterodorsally (fig. 13). It is excluded from the rim of the subtemporal window by a large ventral process of the jugal. The ectopterygoid is along most of its length equally wide, throughout being narrower than the palatine. It bears in between 39 and 43 teeth of similar size and morphology. The tooth sockets are characteristically laterally expanded and sagittally compressed.

The ectopterygoid is among the palatal elements the thinnest and least stabilised bone, basically it forms a sheet which largely overgrows other, more firmly integrated components of the palate and skull roof. The suture with the pterygoid is long and slightly serrate. The anterior half of the element overlaps the pterygoid, which is reversed posteriorly. The ectopterygoid itself overlaps the ventral process of the jugal extensively, leaving only a small triangular area of the latter exposed ventrally (insula jugalis). Most of the dorsal side of the ectopterygoid is, moreover, attached to the medial margin of the fissura maxillaris of the jugal. The suture with the maxilla is the longest contact and along the entire length the maxilla provides the underlapping base for the ectopterygoid. The furrow separating the ectopterygoid and maxillary tooth rows is entirely made up by the maxilla.

Pterygoid

In the primitive condition of the Tetrapoda the pterygoid (= entopterygoid + dermometapterygoid?) is a tooth-bearing element among others (ectopterygoid, palatine, vomer) which serves both the purposes of stabilisation and mobility (basicranial articulation). In capitosaurs the pterygoid has lost both the tooth arcades and the movable basipterygoid joint. Instead, it appears to predominantly guarantee maximum stability there. It has lost contact to the vomer entirely and the suture with the palatine is largely modified with respect to the plesiomorphic condition: only the posteriormost part of the palatine is reached. As a result of this anterior reduction, the interpterygoid vacuities are very large in capitosaurs.

By its architecture the pterygoid is basically a four-rayed strut which connects the upper jaws with the quadrate condyles, the cheek region, the occipital condyles, and the floor of the braincase (fig. 13). It therewith contacts all major ossified units of the posterior skull. These four rays are (from anterior backwards, in clockwise rotation): (1) the palatine ramus, (2) the basipterygoid ramus, (3) the quadrate ramus, and (4) the lamina ascendens, which actually is a dorsal, sheet-like prolongation of the latter (fig. 17).

The largest and most strengthened ramus is the palatine branch that connects the basal plate with the palatine, jugal, and ectopterygoid. It is stout and markedly widened in *Mastodonsaurus* (figs. 8, 13), by its extent differing from all other capitosaurs, even the closely related *Heptasaurus*. The column of the palatine ramus is formed by a broad, cylindrical rod which runs parasagittally, close to the medial margin of this unit. This rod continues anteriorly, by slightly bending into a more lateral direction, to form the margin of the interpterygoid vacuities. Posteriorly the column reaches towards the base of the quadrate branch near to the suture with the basal plate. The lateral parts of the palatine process form a flat yet well-ossified sheet which is covered by only minor striations. Anterolaterally, the branch becomes markedly wider, which culminates in a small posterolateral lappet, until the process bends medially again to align with the anterior embayment of the subtemporal window.

The basipterygoid branch is – even compared to the state found in most capitosaurs – relatively short. It is plesiomorphically the bearer of the basicranial articulation, but in capitosaurs connects by means of a long suture to the basal plate. On the dorsal side the basipterygoid branch bears the large attachment facet for the epipterygoid footplate. It rises anterior to a rounded hollow, the conical recess. In most other capitosaurs the epipterygoid facet is restricted to the region anterior to this recess. In *Mastodonsaurus* and *Eryosuchus*, however, the attachment area is greatly expanded (Schoch 1997a) and even extends lateral to the conical recess, connecting to the base of the lamina ascendens. Medial to the base of the epipterygoid a narrow bony sheet is borne which connects the pterygoid to the otic. The suture with the basal plate is an almost horizontal plane, with the basal plate overlapping the pterygoid ventrally. The quadrate ramus is relatively short but stout in *Mastodonsaurus*, by which this form is again similar to *Eryosuchus* and *Cyclotosaurus*. It connects the quadrate trochlea with both the exoccipital and basal plate. Unlike in plesiomorphic capitosaurs such as *Wetlugasaurus* and *Rhinesuchus* it is oriented nearly transversely. Typically the quadrate ramus forms a curved bony sheet that slopes posterodorsally where it forms a marked edge, then bending anterodorsally to contact the quadrate and quadratojugal in the occiput. The suture with the quadrate is large and apparently very tight. The surface of this suture is curved concavely, and the contact is tightened by the already described complex alternate indentation.

The lamina ascendens is an extended dorsal outgrowth of the quadrate ramus. Usually forming a rather thin bony sheet, in *Mastodonsaurus* it is a highly elaborate structure of remarkable thickness. It rises posterolateral to the conical recess and curves in anti-sigmoid fashion posteriorly. Dorsally it unites by complete fusion with the descendent flange of the squamosal, hence entirely closing the occipital surface anterior to the supposed columellar cavity. Its medial part is thickened, particularly firmly connected to the descendent lamella of the squamosal, and anteriorly bears an array of vertical ridges. Parts of this surface are covered by a thin sheet of apparently replacement bone, which is interpreted as ossification of the palatoquadrate.

Subtemporal windows

The subtemporal windows are especially wide in advanced capitosaurs such as in the genera *Cyclotosaurus*, *Eocyclotosaurus*, and *Mastodonsaurus*. Their relative transverse expansion results laterally from a convexly curved quadratojugal and medially is produced by a shortened basipterygoid ramus (fig. 13). With respect to more plesiomorphic capitosaurs, such as *Rhineceps nyasaensis* (Watson 1962) or *Parotosuchus nasutus* (Schroeder 1913) their posterior extension is smaller, which results from the relative more anterior position of the quadrate condyles. In addition, both the depth of this upper adductor chamber and the depth of the window-framing elements is much smaller in *Mastodonsaurus* than in most other capitosaurs, again with the exception of *Eocyclotosaurus* and *Cyclotosaurus* (Schoch submitted 1). The medial rim is formed by the entirely flat palatine ramus of the pterygoid, the lateral rim by the largely thickened ventral process of the quadratojugal, the posterior rim by the qudrate trochlea, and the anterior rim by the ventral process of the jugal. There are complete walls on only two sides: laterally formed by the quadratojugal, and posteriorly built of the quadrate and lamina ascendens pterygoidei. Both of these are slightly curved in convex fashion. Anteriorly, the chamber opens into the circumorbital space which in the living animal most probably housed the eye, orbital musculature, and perhaps some jaw muscle portion. Medially, the adductor chamber is demarcated by the lamina ascendens pterygoidei, the otic process, the cornu oticalis, and the ascending portion of the epipterygoid. Because of the unexpected richness of endocranial ossifications, we are considerably well informed about the size of the adductor chamber in *Mastodonsaurus giganteus*, and with it about the (maximal) amount of the musculature, at least in the posterior corners of the cavity.

Interpterygoid vacuities

In the plesiomorphic condition, tetrapods possess narrow slits or small oval openings between the parasphenoid and the pterygoid anterior to the basicranial articulation (Jarvik 1996). These slits are enlarged in many basal tetrapods to small fenestrae (interpterygoid vacuities), largely as a result of the reduced medial growth of the palatine ramus of the pterygoid. In temnospodyls this reduction is most characteristic and gains a maximum in several, among which capitosaurs are the most spectacular example (fig. 14). In the latter group the pterygoid fails to reach the vomer and is, moreover, only connected to the posteriormost part of the palatine, which results in especially wide vacuities. The palatal elements lateral to the parasphenoid are reduced to mere struts, and except for a single, marginally placed tooth row they have completely lost the usual denticle fields (fig. 13). Whereas in plesiomorphic capitosaurs the interpterygoid vacuities keep a fairly constant length for most of their longitudinal measure, certain advanced genera have posteriorly constricted vacuities. This is a consequence of the stout palatine ramus mainly. In *Mastodonsaurus giganteus* this phenomenon has reached a maximum because of the very broad development of the palatine pterygoid branch. It may be interesting to note that – beyond their posterior end – the interpterygoid vacuities appear to be continued by paired depressions on the anterolateral parts of the basal plate. These are well-established in some specimens and clearly demarcated by the rod-like pterygoid columns.

Review on the structure of the palate

The palate of *Mastodonsaurus giganteus* is arranged in a single plane, with the flat surface of the bones having almost no relief. The extent of ossification varies markedly: the vomers, pterygoids, and the posterior basal plate are very strong and thick-walled elements. In addition, the vomer and palatine come so close to the skull roof that they form processes abutting to it. This is especially the case in the regions dorsal to the giant tusks. The vomer is further very firmly bound to the premaxilla, which results from the very lateral position of the symphyseal tusks. Consequently the apertura praemaxillaris is subdivided by a broad medial bridge that tends to co-ossify, and also almost reaches the alary processes of the premaxilla.

The most delicate structure is the cultriform process, which is filled by the sphenethmoid, by which it is almost completely connected to the medial skull roof series. Only the anterior integration of the parasphenoid into the palate is established by large posteromedial processes of the vomer. Apparent is furthermore that the relative weakness of the parasphenoid is contrasted by the large extent of bone in the braincase. This is a fact contradictory to the long-held opinion that capitosaurs – such as advanced temnospondyls in general – ‘tended’ to ‘progressively chondrify’ (Case 1911; Pfannenstiel 1932; Romer 1947; Watson 1958, 1962). Examination of other capitosaur finds instead suggests that at least some capitosaurs possessed among the most well-ossified braincases among temnospondyls.

The most conspicuous peculiarities of the palate in *Mastodonsaurus* are: (1) the extraordinary size of the tusks on palatine and vomer, (2) the stout basicranial region with the extreme elongation of the basal plate and its contact to the giant occipital condyles, (3) the broad and massive separation of the aperturae praemaxillares, and (4) the rather small, reniform (palatal) choana.

3.1.4. Occiput

General structure

The skull roof of *Mastodonsaurus* shallows continuously from the occiput forewards. By that it can be distinguished readily from all other capitosaurs, in which the entire posterior skull table is usually well raised, with the orbits sitting at the anterior slope towards the largely flattened snout. In contrast *Mastodonsaurus* is not characterised by particularly elevated orbits; they instead follow the slope of the preorbital region.

The occiput of *Mastodonsaurus* is clearly higher than in *Cyclotosaurus* and allied forms, but bears some resemblance in its general organization (fig. 16). The occipital condyles are situated at the same level as the quadrate condyles, and there is practically no relief within the palatal elements. The slope of the flanks of the occiput is similar to the condition in *Parotosuchus nasutus* and *Eryosuchus garjainovi* and differs by that from *Cyclotosaurus* and *Eocyclotosaurus*.

The foramen magnum is large and high, with keyhole-shaped outline. It is bordered laterally by strong yet slender columnae verticales (exoccipital), roofed by the postparietal and – in large specimens – the posteriormost extension of the otic ossifi-

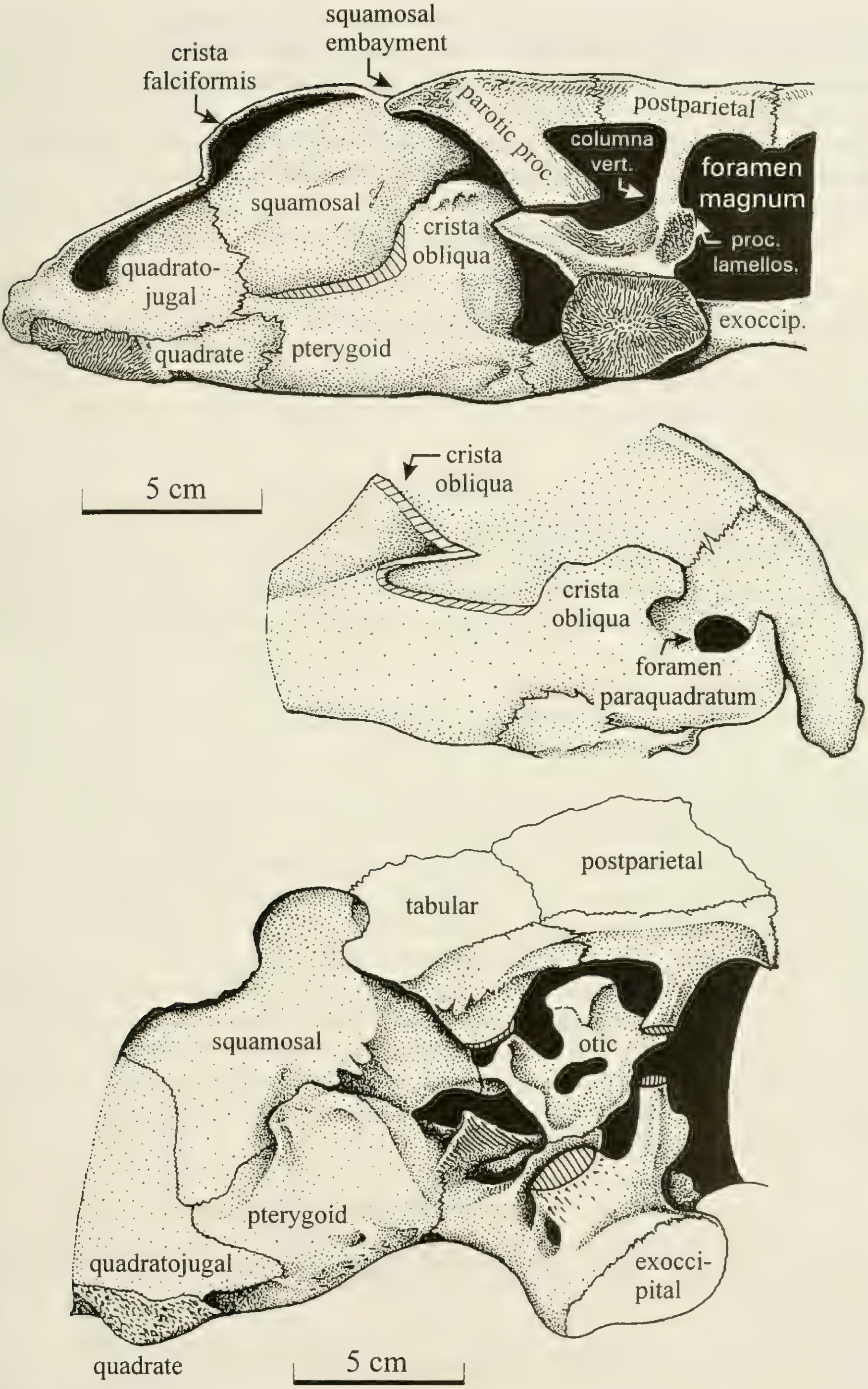

squamosal embayment
crista falciformis
parotic proc.
postparietal
columna vert.
foramen magnum
proc. lamellos.
squamosal
crista obliqua
quadrato-jugal
exoccip.
quadrate
pterygoid
5 cm
crista obliqua
crista obliqua
foramen paraquadratum
postparietal
tabular
squamosal
otic
pterygoid
quadratojugal
exocci-pital
quadrate
5 cm

Fig. 16. The occiput of *Mastodonsaurus giganteus* (SMNS 54675). Above, left side of occiput in posterior view; middle, right side with details of the pterygoid and quadratojugal; below, oblique posterolateral view of left side, with parts of exoccipital removed and the fenestra vestibuli and otic depicted.

cation. There is no trace of a separate supraoccipital bone, although in large specimens the presence of a continuously ossified neurocranial roof is observed, whose posteriormost portion encompasses the region in which in basal tetrapods the supraoccipital exists.

The broad cheek regions are formed by mostly thin-walled dermal ossifications, in particular the quadratojugal, squamosal and pterygoid.

Preservation

Most Kupferzell specimens are badly crushed which has most seriously affected the occiput. The most heavily affected regions are the lamellae of the squamosal and pterygoid, and the processes by which the exoccipital connects to the skull roof. In most cases compaction has crushed the occipiti to such an extent that the supraoccipital fenestrae have disappeared and the foramen magnum is but a narrow slit.

Lamina ascendens of pterygoid

Nearly 1/3 of the occipital face of the cheek is formed by the pterygoid, and this is accomplished exclusively by the lamina ascendens. It forms a rather weak (and often fragmented) sheet of bone that wedges in between the squamosal, quadrate, and exoccipital, and which contacts the quadratojugal only faintly by its most lateral portion (figs. 16, 17). In horizontal section the lamina is roughly sigmoidally curved, thereby bending from a nearly sagittal into a completely transverse orientation.

The most prominent external structure borne by the lamina ascendens is the crista obliqua. This is a subvertical, well-ossified wall which is aligned transversely at an angle of 15–20° towards the anterodorsally sloping occipital face proper of the pterygoid and squamosal (fig. 16, below). It is grown out of the topmost portion of the lamina ascendens, slightly below the suture with the squamosal. The crista obliqua is very variable both individually and if compared among different species. It has so far been only reported for capitosaurs, and is an especially frequent phenomenon in either large or hyper-ossified species. WARREN & SCHROEDER (1995) have recently reviewed some of the knowledge on this structure. In *Mastodonsaurus* the posterior face of this crest is prominently sculptured, and the topmost margin sometimes much roughened. It may reach laterally close to the paraquadrate foramen, but usually is affected by compaction or worn off. Medially it nears the paroccipital process, a feature also occuring in large *Uranocentrodon* specimens (pers. exam.), where it almost contacts the process, tending to form a nearly closed bony channel in which the middle ear was housed.

The sutures, especially those with the squamosal and quadratojugal, are squamate with an extensive extent of overlap. The suture shared with the quadrate trochlea is broader and the surface much more roughened, making up a complex and firm interfingering. There are several well-established roughened areas in this part of the lamina, as well.

Lamina descendens of squamosal

The squamosal forms the largest portion of the occipital face of the cheek. It occupies almost 40 % of this area, and forms a practically smooth, posteroventrally sloping wall (fig. 16). It meets the lamina ascendens of the pterygoid in a long suture where it overlaps the latter. The squamosal is so thin in the whole occipital region that it is frequently fragmented. Laterally it overlaps the quadratojugal by a convex suture, but ventrally fails to reach the trochlea quadrati by only a small distance.

Dorsally the lamina is connected to the anteroventrally sloping roof portion of the squamosal. The posterior rim of this part is formed by a moderately developed crista falciformis, which continues onto the quadratojugal laterally. The surface of the whole lamina is entirely smooth. Throughout the known developmental stages, the occipital portion of the cheek is completely closed by bone, such as is typical of ontogeny in capitosaurs.

Quadratojugal

The occipital portion of the quadratojugal is markedly concave and possesses in its apex a large paraquadrate foramen (fig. 16). The latter is transversely oval and sits close to the lateral margin of the element, where the lateralmost part of the crista falciformis runs. The bone is thinnest in the region immediately surrounding the foramen. The crista falciformis contours the posterior margin of the flat, roofing part of the bone, and in the posterolateral corner bends medially to merge into the upper bulge of the quadrate trochlea. In some specimens this area is roughened, whereas the rest of this face remains rather smooth. The processus ventralis of the quadratojugal abuts against the lateral edge of the quadrate trochlea and is tightly connected to this by means of a widened medial head.

3.1.5. Palatoquadrate ossifications

In gnathostomes the endocranium is basically composed of the neurocranial and palatoquadrate portions (Hennig 1983; Janvier 1997). They originally rise from rather different embryonic primordia, and in many basal tetrapods finally the basicranial articulation is their most important interface. The loss of a definite basicranial joint is apparent in all capitosaurs from the elongated suture between parasphenoid and pterygoid which floor the neurocranium and palatoquadrate respectively. Palatoquadrate ossifications are generally unossified, unpreserved, or badly crushed in basal tetrapods. In *Mastodonsaurus giganteus* at least three palatoquadrate regions are ossified, all of which are situated in the posterior part of the skull. These are the epipterygoid, the otic process, and the quadrate. Each of them in the ground-plan constitute either true joints or elements involved in the formation of articulations: the epipterygoid and otic process each connect the pterygoid to particular regions of the braincase while the quadrate forms the massive trochlea for the jaw articulation.

Preservation

The epipterygoid and otic process of the palatoquadrate are in most specimens seriously affected by compaction. In the former element, which is extensive in dimension yet lightly built, compaction has resulted in minor distortions and a fracturing of the anterior process. This may be due to its rather shallow position within the endocranium. In strongly compacted skulls, however, the epipterygoid is badly crushed. Late ontogenetic palatoquadrate ossifications (pterygoid process) are found as a thin cover on the dorsal surface of the pterygoid, and therefore are rather well preserved if present.

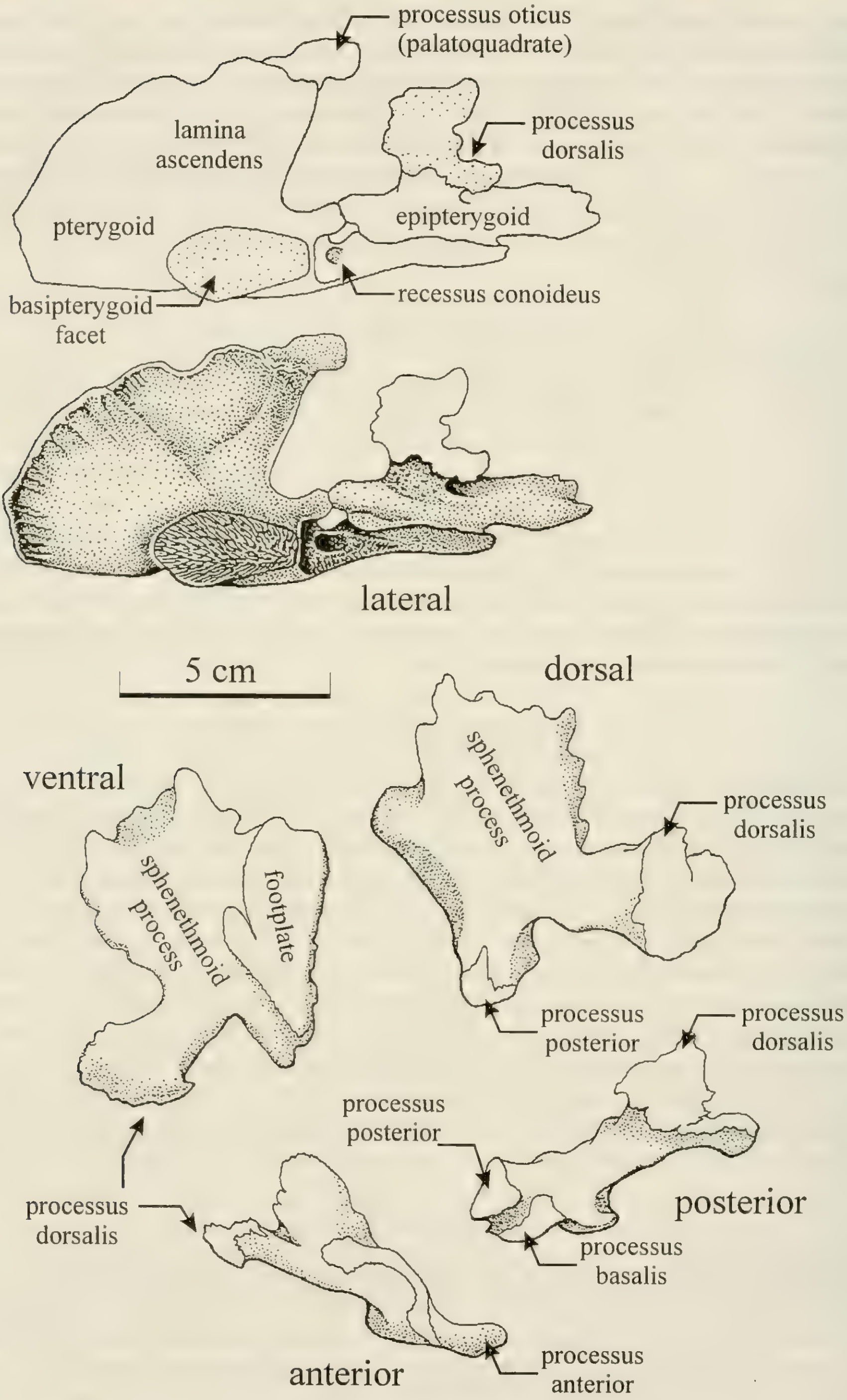

processus oticus
(palatoquadrate)
lamina
ascendens
processus
dorsalis
pterygoid
epipterygoid
basipterygoid
facet
recessus conoideus
lateral
5 cm
dorsal
ventral
sphenethmoid
process
footplate
sphenethmoid
process
processus
dorsalis
processus
posterior
processus
dorsalis
processus
posterior
posterior
processus
dorsalis
processus
basalis
processus
anterior
anterior

Fig. 17. Palatoquadrate ossifications in *Mastodonsaurus giganteus*. Above, epipterygoid in articulation with pterygoid, medial view (SMNS 81323); below, epipterygoid from different perspectives (SMNS 80977).

The otic process is absent in most specimens, supposedly according to large-scale fracturing of the lamina ascendens pterygoidei. Its proper extent is much more difficult to ascertain than that of the former element. The usually preserved part is raised very high in the column of the posteriormost cranium where considerable compaction is the rule in the Lettenkeuper material.

The quadrate trochlea is almost unaffected by compaction, though the thin occipital portions of the quadrate ossification are frequently only fragmentarily present.

Epipterygoid

The ascending process of the palatoquadrate primitively forms the anteriormost articulation of the palatoquadrate with the neurocranium (Goodrich 1930; deBeer 1937). In larvae of urodeles, which probably have retained a condition similar to that of the larval tetrapod ground-plan, it is a cartilaginous rod or strut growing dorsally out of the pterygoid process of the palatoquadrate. The pterygoid process forms the endocranial associate of the dermal pterygoid bone, and has so far been conceived entirely unossified in most basal tetrapods. The study of large *Mastodonsaurus giganteus* skulls from Kupferzell revealed, however, that a considerable portion of the palatoquadrate ossified in this species. This mostly very thin sheet of bone encompasses 2/3 of the palatoquadrate pterygoid process !

The epipterygoid such as defined by Stadtmüller (1936) is exclusively an ossification of the processus ascendens; it does neither have a contact to the lamina ascendens pterygoidei (contra Panchen 1970; Smithson 1982) nor the true otic process of the palatoquadrate (see below). Plesiomorphically, and probably in larval crania throughout, the ascending process of the palatoquadrate forms a joint which permits certain amounts of movement of the cheek relative to the skull table. Urodele larvae most clearly demonstrate and probably have retained this mechanism. The processus ascendens palatoquadrati is usually only partially ossified in temnospondyls. Especially in capitosaurs, there is much variation in the relative size and shape of this unit.

Mastodonsaurus has an extensive epipterygoid ossification (figs. 17, 18, 20). It differs from that of most other capitosaurs in being inclined more obliquely towards the sphenethmoid. It is often difficult to localise the proper suture with the dorsal and medial surfaces of the pterygoid, so that sometimes the elements appear to be co-ossified. This is however unprobable, as all disarticulated specimens have very elaborate suture surfaces between the pterygoid and epipterygoid. The extent of ossification is most similar to that in *Eryosuchus garjainovi* (Ochev 1972) and *Parotosuchus pronus* (Howie 1970). *Parotosuchus orenburgensis* also has a well-ossified, stout epipterygoid, but this differs considerably in its morphology from both genera, especially in lacking a dorsomedial process.

The epipterygoid of *Mastodonsaurus* bears the following six unequal processes (fig. 17):

(1) a large footplate, which attaches to a particular facet on the anterodorsal surface of the basipterygoid ramus (pterygoid),

(2) a huge blade-like processus anterior that points straight anteriorly, thereby paralleling the lateral wall of the sphenethmoid (Howie 1970),

(3) an elongate processus sphenethmoidalis which is orientated obliquely dorsomedially and is suturally connected to the posteriormost portion of the sphenethmoid.

(4) a short, boss-like processus posterior which abuts against a protuberance at the anterior end of the lamina ascendens,

(5) a rudimentary processus basalis, forming a facet which nears the hypothetical basisphenoid cartilage, and

(6) an extensive processus dorsalis which contacts the skull roof as well as the laterosphenoid roof, with one specialised facet each.

As mentioned, the epipterygoid is aligned within one oblique plane mainly, so that the element has large medial and a lateral sides, in addition to the dorsomedial face of the processus dorsalis.

The footplate is a flat, extended portion attaching shallowly to the anterodorsal margin of the basipterygoid ramus. Its sutural surface is of longitudinally oval outline and runs sagittally. The suture itself lies within the horizontal plane, the main plane along which the epipterygoid is aligned is obliquely to this, pointing at an angle of about 30° dorsomedially. The footplate is moreover rather thin and almost completely flat.

The anterior process is much longer than in any other capitosaur. It forms a dorsomedially aligned plate whose anterior portion is curved in sigmoid fashion, if viewed transversely. The dorsal side of this blade bears several ridges, and the regions between these are markedly pitted. This process reaches forward up to about two thirds of the length of the sphenethmoid.

The sphenethmoid process forms an irregularly curved blade which is sutured along a broad area with a descending flange of the lateral wall of the sphenethmoid. This portion is likely to be homologous with the ascending process proper of the palatoquadrate, which by definition forms an articulation with the braincase in the region of the orbitosphenoid or sphenethmoid in larval lissamphibians as well as amniote embryos. The situation in *Mastodonsaurus* is nevertheless highly derived, as this process is much extended and flattened to give an extensive, secondary wall firmly attached to the neurocranium. In fact, no other capitosaur is known in which such a construction is established.

The posterior process is a fairly short yet well-defined rod which firmly attaches to a similar such, but somewhat longer process of the pterygoid. The latter is an outgrowth of the lamina ascendens. This contact encloses a large, sagittally oval foramen which lies dorsal to the conical recess, posterior to the footplate of the epipterygoid, and anterior to the basipterygoid process and suture proper. In addition, the posterior process takes part in forming the floor of a large unossified space into which the prootic foramen of the prootic opens anterolaterally.

The basal process is an outgrowth of the anterodorsal margin of the footplate and it faces medially as if to contact an unossified portion of the basisphenoid; its proper destination is unknown.

The dorsal process lies in the same plane as the anterior process, although it is raised well above the former. This portion is rod-like, with a widening dorsal end whose end surface is two-headed. By means of this structure a solid contact to the neurocranium, in extent unparalleled in temnospondyls, is established. This contact is established with the laterosphenoid roof by means of the lateral facet. The medial facet contacts a ventral flange of the parietal lateral to the pineal foramen.

Pterygoid process

In large specimens the basis epipterygoidei expands by covering a large part of the dorsal side of the pterygoid. According to its position and morphology there can be no doubt that this structure constitutes a partial ossification of the pterygoid palatoquadrate process. It reaches laterally up to the crista medialis of the pterygoid, covering the depression medial to this with a very delicate sheet of porous bone. Posteriorly the mineralization may continue at least towards the base of the quadrate ramus. Fragments of very thin bony sheets are, however, found even further posterolaterally, close to the suture between the pterygoid and quadrate. Medially, the pterygoid process overlaps the base of the lamina ascendens. This implies that the whole posterior portion of the palatoquadrate tends to ossify during late development in *Mastodonsaurus*, which to the present date appears to be a unique situation among basal tetrapods, with the exception of adelogyrinids (CARROLL 1998).

Otic process

The posteriormost articulation between palatoquadrate and neurocranium is generally formed by the processus oticus palatoquadrati. This structure is primitive for tetrapods as a cartilage (STADTMÜLLER 1936). It is present in larvae of anurans, urodeles, and in many amniotes and can be identified in several capitosaurs. In these such an otic process appears to be borne by the lamina ascendens pterygoidei, namely at its most medial and dorsal edge. In contrast to the rather thin lamella, this process forms a stout strut either nearing the otic ossification or abutting against the skull roof or both. However, the processus oticus palatoquadrati is a perichondral ossification whereas the lamina ascendens clearly constitutes a dermal bone, being simply a dorsal protuberance of the pterygoid. A true otic process would therefore be expected in temnospondyls only close to, but not identical with the lamina ascendens of the pterygoid. This is exactly the situation in large specimens of *Mastodonsaurus.*

In *Mastodonsaurus* there is a pronounced yet structurally simple otic process which meets the above made definition. It is a thickened end of the thin-walled pterygoid process of the palatoquadrate, which covers the lamina ascendens (fig. 17). The process is directed posteromedially and has a convex dorsal surface. No attachment or articulation with any neurocranial structure is observed, though the process comes close to the anterolateral roof of the otic ossification (the cornu oticalis). These overcross each other as they approach upwards, whereby the otic horn is directed anterolaterally, the otic process anteromedially. Apparently the otic process nears the inner surface of supratemporal and postparietal.

Quadrate

The quadrate of tetrapods is by its embryonic origin the most posteroventral part of the palatoquadrate cartilage. It forms the jaw articulation throughout basal tetrapods by means of a trochlea, which is structurally throughout very similar in capitosaurs. The continuation of the palatoquadrate medial to the quadrate usually remains entirely unossified. In *Mastodonsaurus* there are traces of a (late ontogenetic) continuation of the quadrate dorsal to the pterygoid. The extent of this ossification is, however, very poorly known.

In capitosaurs the quadrate is a transversely elongated, cylindrical rod which broadens medially where it may grow to a high process that wedges between the quadratojugal and pterygoid in the occiput. The main body is formed by the trochlea quadrati: a screw-shaped, conical cylinder set in a frame formed by the quadrate ramus (pterygoid) and the processus ventralis (quadratojugal). This trochlea consists of an inner and outer spindle which are separated by a narrow, also convex rod. The two spindles are inclined at about 40° towards the sagittal axis, which gives the trochlea ist characteristic helicoid shape.

In *Mastodonsaurus* the quadrate trochlea is transversely longer than in primitive genera such as *Benthosuchus, Rhinesuchus,* or *Lydekkerina* (Bystrow & Efremov 1940; Broili & Schröder 1937a). In addition, the long-axis of the trochlea is orientated completely transversely and not anterolaterally such as in the aforementioned taxa (figs. 13, 16). This feature is shared with nearly all capitosaurids, as well as the genus *Eocyclotosaurus.* The occipital face of the quadrate is rather low. The trochlea connects by a roughly horizontal suture to the quadratojugal. There is no dorsal expansion such as reported for *Cyclotosaurus* cf. *posthumus* (Ingavat & Janvier 1981), thus resembling the usual and plesiomorphic structure in capitosaurs.

3.1.6. Neurocranium

General structure

Among the neurocranial regions, only the olfactory capsules remain entirely cartilaginous in *Mastodonsaurus giganteus.* The most extensive endocranial ossifications are the exoccipitals which bear the large, massive double occipital condyles and are in firm contact to posterior margin of the skull table.

Structure and surface morphology of all these elements suggest a cartilaginous continuation in several regions. In addition, size-related changes, such as in morphology and the extension of the ossified area, suggest a local developmental increase in mineralization. Most conspicuous among those is the anterior extension of the sphenethmoid ossification, a phenomenon that is frequently found in large *Mastodonsaurus* skulls.

Pfannenstiel (1932) attempted an analysis of the braincase and its relation to dermal ossifications in detail, studying transverse sections of several skulls of *Heptasaurus.* Unfortunately a major part of his material was destroyed during World War II; the remaining finds are according to my present knowledge little informative concerning the structure of the endocranium.

The nasal capsules, ethmoidal region, auditory capsules, and occipital region together comprise the neurocranium. The treatment of its units follows their embryonic origin and mode of mineralization as suggested by recent urodeles (Stadtmüller 1936; DeBeer 1937). The braincase of *Mastodonsaurus* is – rather unexpectedly – to a very large extent ossified and reveals a most interesting, hitherto largely unknown anatomy.

Braincases of temnospondyls have been studied in detail by Sushkin (1927), Pfannenstiel (1932), Dempster (1934), Case (1940), Sawin (1941), Romer & Witter (1942), and more recently by Shishkin (1968, 1973), Boy (1971), Shishkin & Ochev (1967 b), and Ochev (1972).

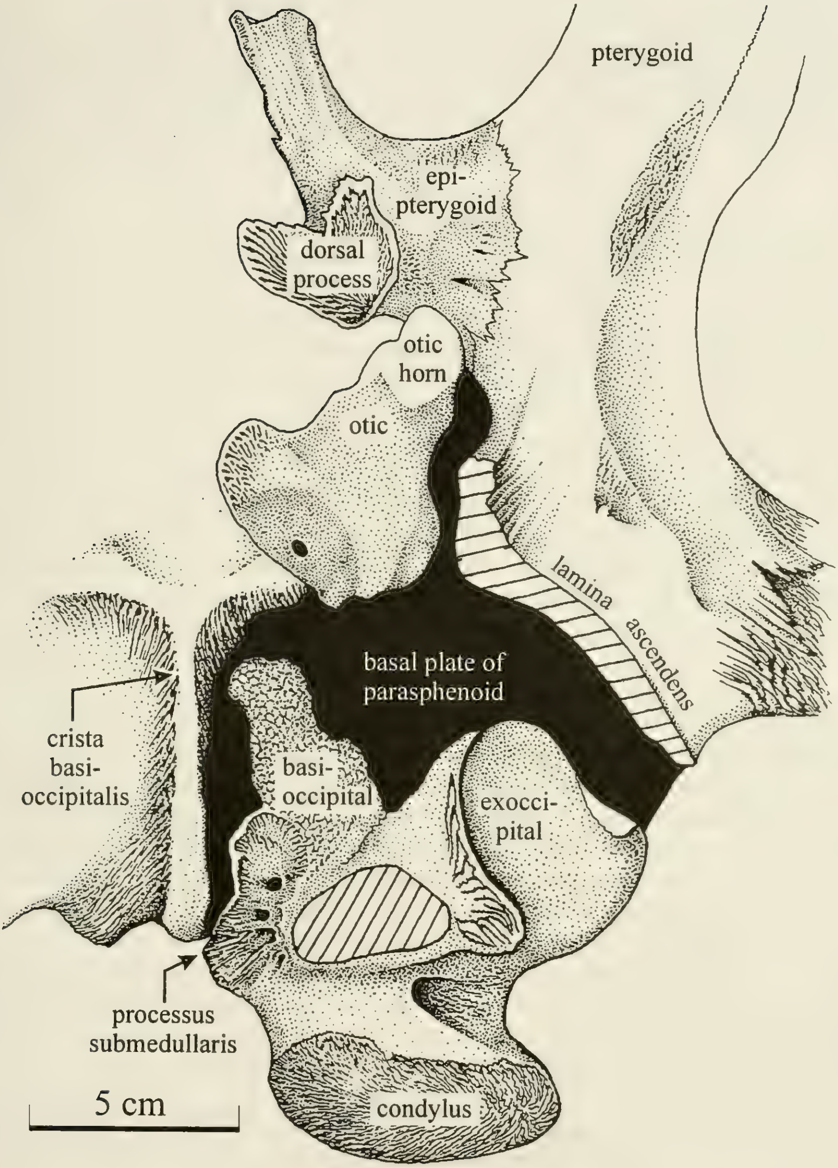

pterygoid
epi-
pterygoid
dorsal
process
otic
horn
otic
lamina
ascendens
basal plate of
parasphenoid
crista
basi-
occipitalis
basi-
occipital
exocci-
pital
processus
submedullaris
5 cm
condylus

Fig. 18. Neurocranial ossifications in a medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus*. Only the anterior (prootic) portion of the otic is figured; in this stage it has no contact with any of the figured bones. The basioccipital overplates the exoccipital without forming a true suture. Both the otic horn and the dorsal process of the epipterygoid are attached to the skull roof. Based on several specimens (SMNS 54675, 81368, 80913).

Preservation and preparation

The braincase of *Mastodonsaurus giganteus* would be a major problem of reconstruction if there was not an exceptionally preserved, almost uncrushed skull available (SMNS 54675). Most crania are affected by compaction in the occipital, otic, and sphenethmoid regions, which has resulted in a mashing and distorting of the various neurocranial ossifications. On the basis of three partially crushed and one uncrushed specimen a near-complete reconstruction of the neurocranium of this species is possible. Among numerous other problems the position, articulation, and orientation of the stapes could be entirely clarified. Mr. J. G. WEGELE carefully prepared one specimen which revealed the beautifully preserved basement of the braincase.

The preparation of SMNS 54675 was carried out by TH. RATHGEBER who freed the neurocranium very thoroughly from its matrix, before he started fitting the broken dermal bones together in their original arrangement. The result is by far the best-preserved and most complete endocranium of any capitosaur, and it stands at one level with the best preserved endocrania of *Eryops megacephalus* (SAWIN 1941; pers. exam.).

The combined investigation of SMNS 54675, 80249, 81368, and 80913 allow the following perspectives on the posterior braincase: complete dorsal and ventral surfaces of the roof of ethmoidal and otic regions, lateral views of the lateral walls, the complete floor of the braincase, and the anterior aspect of sphenethmoid and epipterygoid.

Sphenethmoid region

Anteromedial to the otic there is a large, dorsally convex ossification which roofs the dorsum sellae and basisphenoid regions. It is elevated high above the otic roof. In dorsal view its shape is that of a wide rhombohedron. This structure is unpaired but has a midline suture in its anterior portion; the anlage is basically paired and generally resembles that of the sphenethmoid which is embryonically paired yet later ossifies as one unit. It continues anteriorly into the sphenethmoid without a suture. The reason to treat it separately is that the laterosphenoid roof is not found in small specimens and that it is an independent element in SMNS 54675.

The laterosphenoid roof is connected to the parasphenoid by a high column which rises anterior to the otic. There is a gap of 1 cm between these areas in which the basal plate is smooth. The laterosphenoid region in the largest specimen connects the otic with the sphenethmoid by forming an almost continuous ossification almost lacking sutures.

The sphenethmoid proper is a dorsally closed, roughly sphenoidal box which widens in the anterior part of the interorbital region. As mentioned, distortion and crushing have almost throughout precluded a detailed study, except for three isolated finds of different size. The anterior end eventually ossifies far into the snout region, almost reaching the posterior portion of the nasal capsule region.

Basisphenoid region

Mastodonsaurus giganteus lacks a definite basisphenoid ossification. As I demonstrate elsewhere, this is not necessarily typical of large capitosaurs, although it may be a common feature within the Capitosauridae (SCHOCH submitted 2). The primitive condition for this region is known from *Eryops* (Sawin 1941) and *Trimerorhachis* (Case 1935; Schoch submitted 3), where the basisphenoid is a bilaterally symmetrical, unpaired, and very low element wedged in between the sphenethmoid, epipterygoid, and otic and being floored by the anterolateral portion of the parasphenoid. There, the basisphenoid usually leaves characteristic, paired impressions. In *Mastodonsaurus* there is no ossification in this region, although clear impressions exist which suggest the presence of a cartilaginous basisphenoid.

Otic region

Mastodonsaurus giganteus is characterised by a well-ossified roof and lateral wall of the auditory capsule which are in their entirety referred to as otic region (figs. 18–20). The floor of the capsule remains wholly cartilaginous and is probably attached to the basal plate of the parasphenoid, as indicated by a concave, roughened dorsal surface of the latter. The otic is subdivided into the roof, the lateral walls, and the dorsal outgrowth (otic horn).

The otic is ventrally attached to (1) the paroccipital crest of the basal plate and (2) the basipterygoid ramus of the pterygoid. The otic roof reaches only about 1/3 the skull height in this region.

The anterior portion is elevated well above the centre of the otic roof especially in its lateral region. With the otic horn it reaches the internal side of the skull roof. This process has the cross-sectional area of a long triangle and abuts against the supratemporal, postparietal, and parietal. The abuttment is in part sutural and in part forms a complete synostosis. Probably this is controlled by age or rate of mineralisation as it varies between specimens of different size.

In a large specimen (SMNS 80249) the auditory capsules are exposed from their internal side and reveal a great deal of anatomical information (fig. 19). This is the largest braincase of *Mastodonsaurus giganteus* and has a remarkable degree of ossification. It clearly is the most strongly ossified basal tetrapod braincase. The general structure is very similar to the otic ossification as described from its dorsal surface with the exception that the tecta of the auditory capsules are fused along the entire midline, i.e. from a position right above the processus submedullaris (exoccipital) up to the laterosphenoid region.

The fused midline region is particularly thick and internally covered by a smooth sheet of bone. The remaining parts of the otic ossification are internally roughened. There are several large pits on each side of the otic roof. In addition both the fenestra ovalis and a large foramen between the otic and laterosphenoid are clearly preserved. The posterior rim of the fenestra is formed by two structures of different size but similar surface. The otic and laterosphenoid are almost co-ossified in the large specimen (fig. 19). The whole inner side of this portion is covered by smooth bone layers, and along the suture with the otic a groove runs laterally to finally end in the foramen prooticum.

The question whether the otic region of *Mastodonsaurus* comprises a compound element (prootic plus opisthotic) cannot be answered without detailed comparison that bases on a clarified phylogeny.

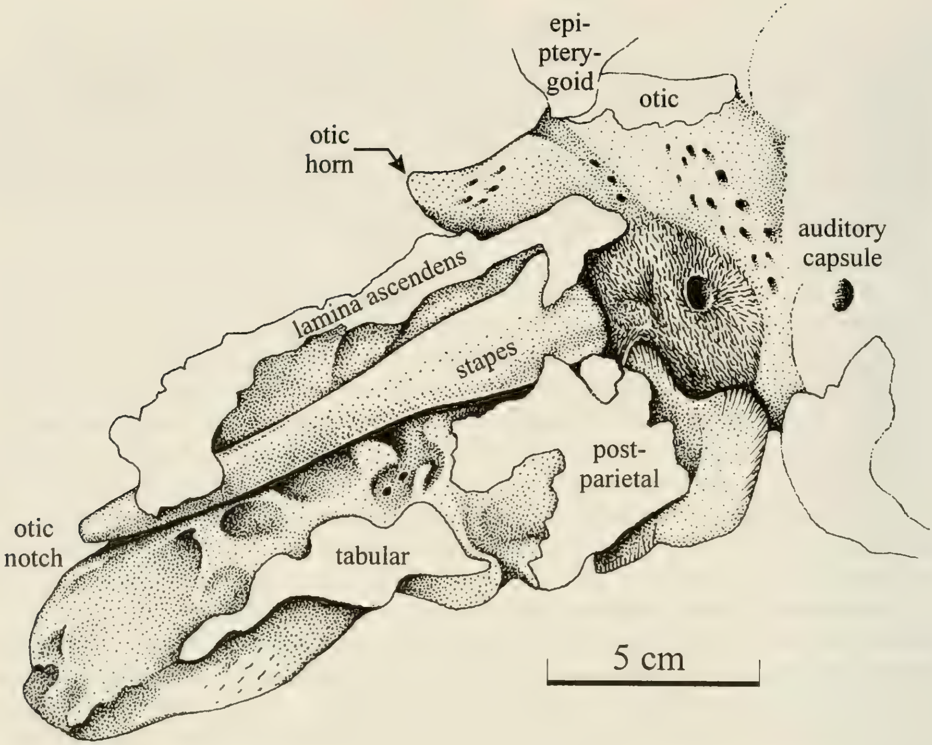


Fig. 19. The posterior neurocranium in a large specimen of *Mastodonsaurus giganteus*. Pterygoid (lamina ascendens), tabular, and postparietal are cross-sectioned. The figure depicts the internal side of the auditory capsule with the stapes in articulation, and the epipterygoid and otic partially cross-sectioned. It is noteworthy that the entire posterior braincase (otic, laterosphenoid, and sphenethmoid regions) is co-ossified. Based on a horizontally sectioned braincase (SMNS 80249).

The stapes

Some Kupferzell specimens of *Mastodonsaurus* have exceptionally well-preserved stapes in full articulation. In addition a respectable sample of disarticulated and even better preserved stapes is available. This is important because particularly the proximal ends are structurally very rich.

The stapes of *Mastodonsaurus* is a particularly long and slender, fragile bone reaching a length of 10 to 12 cm in large specimens (fig. 22). It consists of (1) an elongate shaft (stylus columellae) which ends abruptly on the distal side and (2) a bifurcating proximal end. The shaft is compressed anteroposteriorly to give a long-oval to rectangular cross-sectional area. The distal end is oval or subtriangular in cross-section and slightly concave; its surface is roughened suggesting a cartilaginous cover. The flat sides are orientated roughly anterior and posterior; the long axis of the cross-section has a small anteroventral slope throughout the length of the shaft. The shaft is generally smooth yet covered by fine parallel or anastomosing lines. These are most clearly expressed on the narrow flanks of the shaft, and are more dense in the proximal portion. The narrow flanks roughly speaking face dorsally and ventrally and are well-rounded.

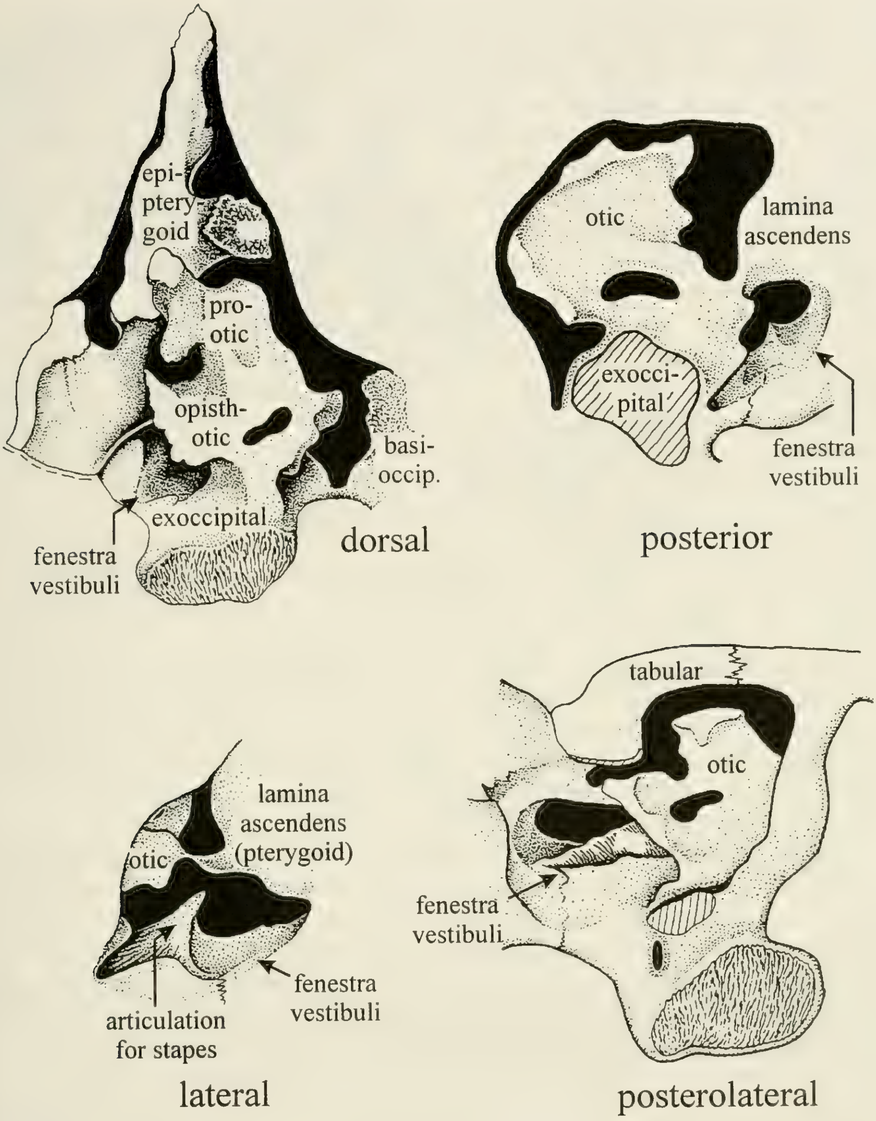

epi-
ptery-
goid
pro-
otic
opisth-
otic
basi-
occip.
exoccipital
fenestra
vestibuli
dorsal
otic
lamina
ascendens
exocci-
pital
fenestra
vestibuli
posterior
lamina
ascendens
(pterygoid)
otic
articulation
for stapes
fenestra
vestibuli
lateral
tabular
otic
fenestra
vestibuli
posterolateral

Fig. 20. The neurocranium of a medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus* from different perspectives. The otic forms a complicated element wedged in between the exoccipital, pterygoid, and epipterygoid. The fenestra vestibuli was located within a large fissure between the otic and parasphenoid. Based on SMNS 54675.

The proximal portion consists of two heads which are asymmetric in shape, size, and inclination towards the proper shaft. The proximal portion may be defined as the region in which the diameter of the cross-section enlarges. The proximal portion as understood here makes up 1/5 of stapedial length. BOLT & LOMARD (1988) distinguished a ventral proximal head (VPH; processus basalis) and a dorsal proximal head (DPH; caput columellae or footplate of authors). The DPH is much larger and more distinctly inclined towards the long axis of the shaft. Diameter and shape of its cross-sectional area change exponentially to give an elongate oval proximal surface with strongly convex anterior and posterior margins. The proximal surface of the DPH is roughened and in most specimens concave. It may eventually bear a depression in the centre or slightly on the ventral side. BOLT & LOMBARD (1988: fig. 7) described a similar morphology in *Doleserpeton*.

Generally in tetrapods the footplate is the one proximal head which fits into the fenestra ovalis, and this situation has been often postulated for though rarely directly observed in temnospondyls (fig. 21). Two specimens from Kupferzell undoubtedly possess articulated stapes with their footplates associated with the fenestrae ovales. SMNS 54675 is threedimensionally preserved and permits to study the structure of the oval window. The stapes were found sticking to the oval windows on both sides and were removed by TH. RATHGEBER. His careful preparation and attentive proceeding make a restoration possible within very narrow limits. SMNS 80249 is larger and both stapes are preserved in articulation: their footplates firmly sit in the oval windows which are cross-sectioned by preservation. The ventral head is surrounded by a fork of bone (formed by parasphenoid and otic) which covers its flat ventral and dorsal flanks (fig. 22). One ramus of this fork touches the stapes at the incisura capiti into which it fits rather tightly. The other ramus attaches to the slightly curved ventral flank of the ventral head. In addition, an otic butress articulates with the fairly complex surface of the ventral head: it fits into the anteroposteriorly elongated bowl and is supported additionally by slender outgrowth of the ventral side of this depression (processus ventralis). The surface structure of the otic processes involved in this articulation is not adequately known. Nevertheless, there is clear evidence that in *Mastodonsaurus* a hitherto unexpectedly complex articulation connects the stapes to the anteroventral rim of the otic ossification, as well as the crista parapterygoidea of the parasphenoid.

The stylus columellae is in original articulation directed dorsolaterally with a minor anterior component. The footplate faces into the anterior part of the sagittally elongate oval window. Further distally, the shaft bends at about 1/3 of its length markedly upwards into a more steep angle towards the palatal plane. This bending is in most specimens rather abrupt, not curved. The distalmost part then bends again slightly, at about the posterior 1/10 stapedial length, into yet a more steep angle. It finally points into the squamosal embayment, not in its centre, but at the posteromedial margin close to the tabular. An abutting of the distal end to the tabular, supposed by SUSHKIN (1927), speculated in SAWIN (1941), and taken by WARREN & SCHROEDER (1995) as support for a "spiracle hypothesis" supposed to be non-consistent with a stapes pointing into the squamosal embayment. However, no temnospondyl specimen known to the author corroborates this reconstruction, and in Kupferzell *Mastodonsaurus* definitely the distal end of the stapes does not articulate with the tabular.

Basioccipital region

An ossified basioccipital region forms the most extended portion of the occipital condyle in the ground-plan of the Tetrapoda (HENNIG 1983). The successive size reduction of this ossification is clearly recognisable in the prevalent phylogenetic concept of temnospondyls (MILNER 1993). Supposedly plesiomorphic genera such as *Edops*, *Trimerorhachis*, *Saurerpeton*, and *Chenoprosopus* possess a rather large basioc-

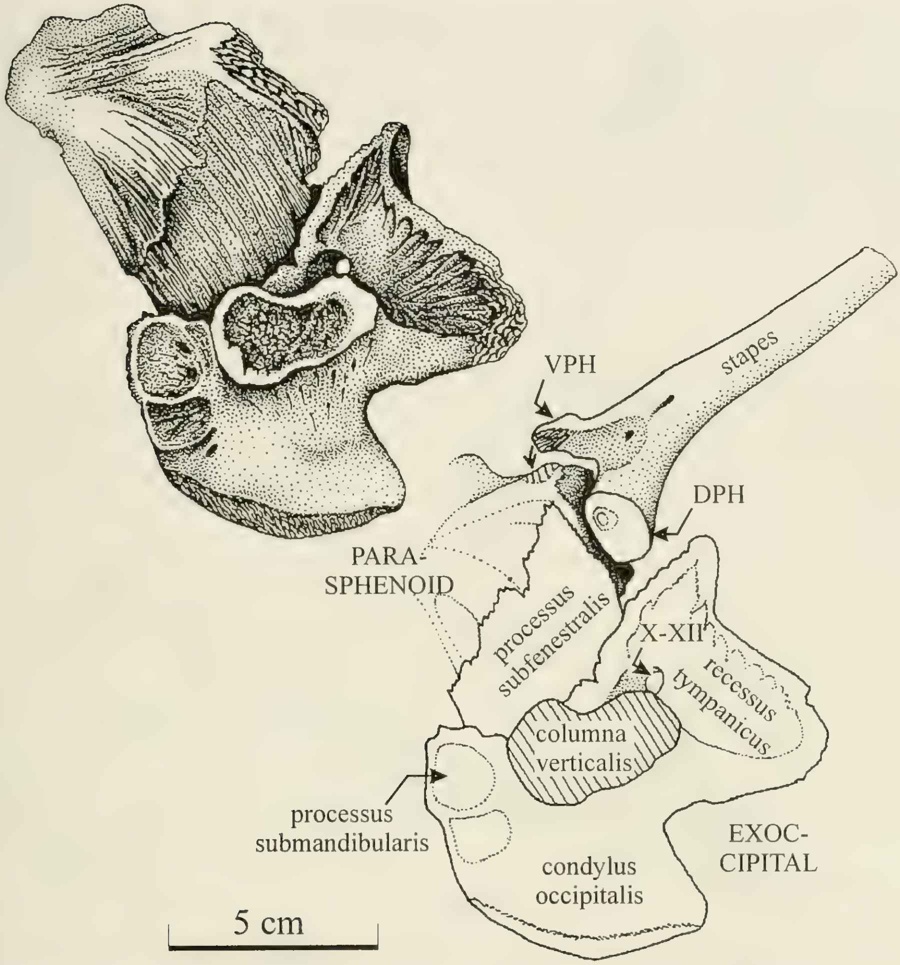

VPH
stapes
DPH
PARA-SPHENOID
processus subfenestralis
X-XII
recessus tympanicus
columna verticalis
processus submandibularis
EXOC-CIPITAL
condylus occipitalis
5 cm

Fig. 21. The exoccipital in a medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus* in dorsal view, horizontally sectioned below the columna verticalis and parotic process. The attachment of the stapes in state of articulation is figured below; the fenestra vestibuli proper must have been located medial to the DPH.

cipital forming the ventral part of a structurally tripartite yet functionally single condyle (Broom 1913; Romer & Witter 1942; Watson 1956; Langston 1953). The basioccipital portion has become relatively smaller and finally disappeared in two higher groups convergently, the Brachyopidae and the Dissorophoidea plus Eryopoidea. In the latter group, the capitosaurs are the most advanced regarding this character: the basioccipital does not participate in the formation of the now completely bipartite condyle, and except for rare cases (*Wetlugasaurs angustifrons,* some trematosaurids) ossification is confined to a granular shagreen on the dorsal surface of the parasphenoid, which is the case in *Mastodonsaurus*. The original position of the main basioccipital body was between the exoccipital facets of the condyle (e.g. *Trimerorhachis insignis*). In *Mastodonsaurus* and other large capitosaurs the exoccipitals are very large and unite in the midline so that no space remains for a basioccipital participation.

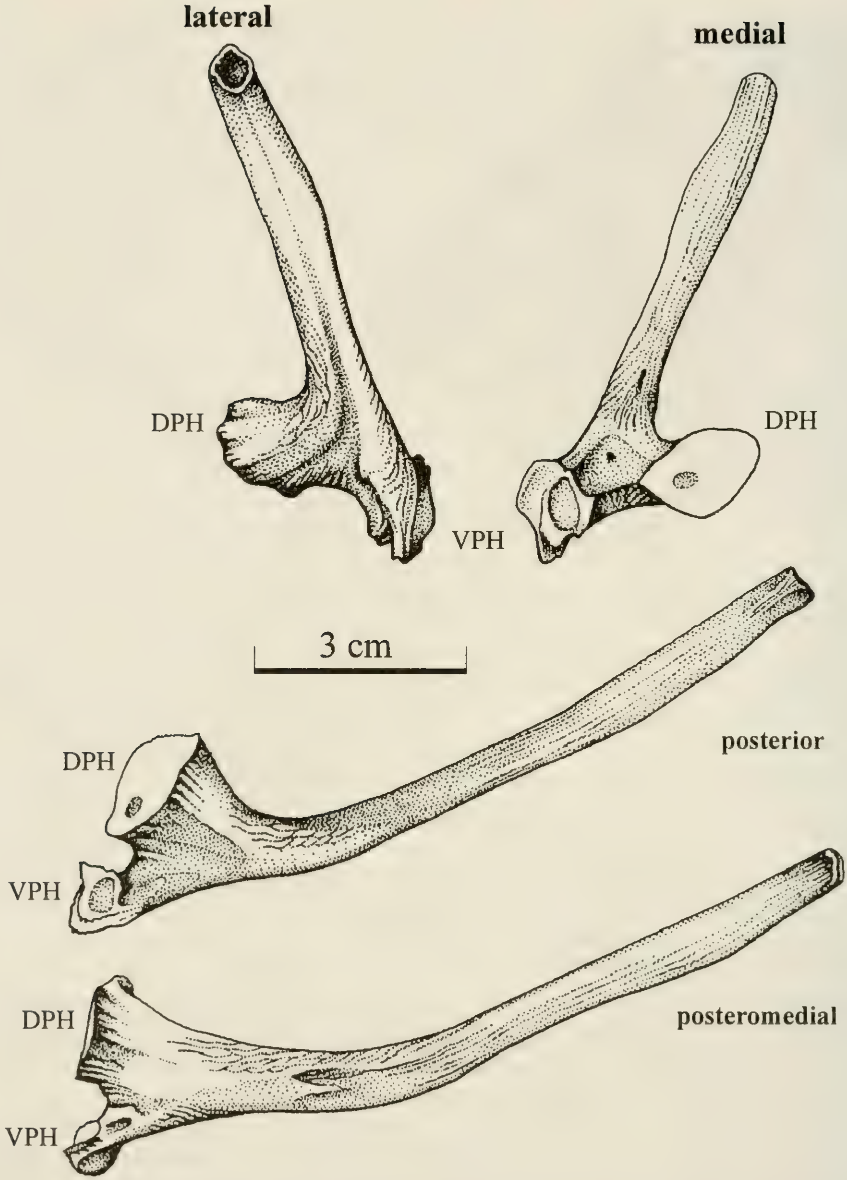


Fig. 22. Stapes of a medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus* from different perspectives. The oval depression on the medial face of the VPH forms the socket for the articulation of the stapes with the parasphenoid on the floor of the braincase (see fig. 21 for a different perspective). Partially reconstructed, based on SMNS 54675.

In well-preserved specimens the submedullar processes of the exoccipitals are anteriorly continued by a granular matrix of bone (fig. 18). This attaches to the exoccipital rather than fusing to it and extends ventrally to cover the dorsal side of the basal plate. The matrix is ill-defined in shape and partially worn-off by preparation in most specimens. According to available evidence the anlage of this ossification is paired. The general structure of these anlagen resembles the lateral portions of the unpaired basioccipital in *Eryops* (SAWIN 1941: pl. 7 B). In the largest available mastodonsaur specimen (SMNS 80249) the entire posterior part of the parasphenoid is covered by poorly ossified bone matrix. The basioccipital region in *Mastodonsaurus* was obviously anteriorly restricted to the area framed by the cristae paroccipitales. These cristae themselves aligne with the otic region dorsally. The crista basioccipitalis rising from the posteromedial surface of the basal plate are probably covered by a cartilaginous part of the basioccipital.

Supraoccipital region

PFANNENSTIEL (1932: 4) identified in *Heptasaurus* a thin trace of bone ventral to the tabulars and supratemporals as supraoccipital. In his reconstruction this ossification reaches anteriorly to the level of the epipterygoids. His interpretation obviously was influenced by WIMAN's (1913) reconstruction of the occiput in *Lyrocephaliscus euri*. In the Kupferzell specimens, there certainly is no separate ossification apart from the otic and laterosphenoid compound bones which reach that far anterior as concieved by PFANNENSTIEL. The remaining problem is whether the posteriormost part of the otic region contains a supraoccipital component. This concerns only the large specimen (SMNS 80249) where a single ossified unit reaches back below the postparietals (fig. 19). The degree of compaction, however, is considerable; examination of uncrushed SMNS 54675 makes clear that otic and postparietal are separated by a considerable vertical gap. The existence of this gap in turn strongly suggests the absence of an ossified supraoccipital and perhaps the persistence of cartilage in this region. True supraoccipital ossifications have been reported (among advanced temnospondyls) only for dissorophids (CARROLL 1964; GUBIN 1980), but even there an identification is ambiguous.

Exoccipital

The posteriormost portion of the endocranium is very well ossified in all capitosaurs, and as mentioned largely to exclusively formed by the exoccipitals. They give completely separated condyles, which in *Mastodonsaurus* reach an otherwise unparalleled size (fig. 21). This element is basically six-rayed represented by the following processes [I follow the terminology of BYSTROW & EFREMOV (1940)]:

(1) the columna verticalis is a massive strut abutting against the postparietal. It is longer and slenderer than in *Benthosuchus sushkini* (BYSTROW & EFREMOV 1940: fig. 14) and other basal capitosaurs, but it resembles that of *Cyclotosaurus* (KUHN 1942) and *Paracyclotosaurus* (WATSON 1958) more closely.

(2) The processus paroticus connects to the descending flange of the tabular and forms the lateral margin of the median occipital part, paralleling the course of the stapes, which runs anterodistal to it. In *Mastodonsaurus* the pr. paroticus is anteroposteriorly flattened and transversely wider than in most other capitosaurs, the aforementioned genera again being exceptions.

(3) The processus lamellosus is a short and rudimentary outgrowth at the medial base of (1). It reaches into the foramen magnum. In *Mastodonsaurus* it is comparatively small.

(4) The processus submedullaris rises from the ventromedial part of the ex-

occipital body, flooring part of the foramen magnum and separating it from the fenestra basioccipitalis. In *Mastodonsaurus* it is relatively short and stout, and anteriorly may be attached to the faint basioccipital ossification eventually.

(5) The processus subtympanicus raises lateral to the extensive suture with the basal plate of the parasphenoid. It is much more rudimentary than in *Benthosuchus*.

(6) The most massive outgrowth of the exoccipital body forms the condylus occipitalis itself, which is extraordinarily large in this genus. The facet is rather typical in shape, widening laterally and being markedly convex.

The capitosaur exoccipital encloses two particularly wide channels, the larger and more anterior of them traditionally is alternatively interpreted as the canalis for cerebral nerves IX and X (Bystrow & Efremov 1940), the jugular vein (Howie 1970), or as a common channel for the IX to XII nerves (Ochev 1972). In *Mastodonsaurus* both channels can be of nearly similar size, and the position of the entrance and exit foramina may be variable.

Review on the structure of the braincase

As an advanced Triassic labyrinthodont with obvious aquatic dispositions, *Mastodonsaurus* was long conceived as having a hypo-ossified braincase and possessing a rather simple endocranial organisation (Pfannenstiel 1932; Case 1933). The study of some excellent Kupferzell specimens reveals that the opposite is the case. The extent of ossification in the neurocranium of *Mastodonsaurus* parallels in most aspects, and even exceeds in others, the amount of bone developed in *Eryops* (Sawin 1941; pers. exam).

Nearly all regions of the braincase (with the significant exception of the nasal capsule) ultimately tend to ossify, and in the largest specimens examined most of the sutures between these ossifications have completely disappeared. This makes a homologizing difficult and in some cases (supraoccipital, basisphenoid) even impossible with the presently available knowledge. However, the enormous amount of new information on this very interesting and long-neglected anatomical region will be very valuable in comparative studies. The body of existing knowledge on both recent and fossil amphibian braincases is in a state of confusion, with a major gap between the fossil and recent taxa in particular. Such as with other regions in the skull, a firm basis for homologizing is urgently needed. *Mastodonsaurus* cannot resolve all of the often complex problems connected with these questions, especially because it is structurally so much advanced. However, a clarification of capitosaur braincase anatomy, which may now be somewhat more readily reached than before the discovery of the Kupferzell specimens, should in the long run also merge into a more extensive analysis of amphibian neurocrania that also includes modern groups.

3.1.7. Mandible

General structure

The lower jaw of *Mastodonsaurus giganteus* is despite its size a slender and partially delicate unit composed of eleven independent ossifications in each ramus. The basic structure is topographically and regarding its composition close to the groundplan condition of tetrapods (Jarvik 1996); see figs. 23–25. There are nine dermal bones and two replacement ossifications of Meckel's cartilage. The dermal elements are arranged throughout in the periphery of the mentomeckelian rod, and except for two extensive windows the mandible is entirely closed. The sutures are largely serrate and tight, some may eventually co-ossify.

The structure of Triassic temnospondyl mandibles was studied by MIALL (1874a), WILLS (1916), NILSSON (1943, 1944), ROMER (1947), WATSON (1962), OCHEV (1972), and lately by WARREN & BLACK (1985), and JUPP & WARREN (1986). The former knowledge of the lower jaw of *Mastodonsaurus giganteus* was very limited because of the poor condition of this unit in the Gaildorf specimens (FRAAS 1889). The mandible of the closely related *Heptasaurus* (WEPFER 1923a) was a little better known and frequently referred to as an example of large capitosaurs (e.g. NILSSON 1944). The Kupferzell material agrees in most aspects with WEPFER's data on the Buntsandstein mastodonsaurs, and in addition reveals a great deal of new information.

From anterior backwards there are lingually the splenial (below = b), precoronoid (above = a), postsplenial (b), intercoronoid (a), angular (b), coronoid (a), prearticular, and surangular. From posterior on forewards there are labially the surangular and articular, the angular (b), dentary, and mentomandibular (fig. 23). There are two dentigerous elements: the dentary bears in between 89 and 113 teeth (ten specimens), and the coronoid has variably either a single larger tooth or up to three rather small teeth.

The rami of the mandibles unite in an extended symphysis which is formed by the dentary and a partial ossification of the mentomeckelian. The symphysis proper bears in addition to the continuous marginal tooth row a pair of large tusks on each side. It is conspicuously broadened posterior to the dental arcade, but there are no additional teeth posterior to the tusks.

The shape of the jaw ramus and its strength are given by a stout, cylindrical rod on the ventral side. It is formed by three dermal bones: the splenial, postsplenial, and angular. This rod floors an elongate cavity that runs over most of the length of the mandible, the canalis primordialis (STADTMÜLLER 1936). In its middle part, this cavity is enlarged to form the adductor chamber, which housed the main body of the jaw-closing musculature. It has openings lingually (Meckelian window) and dorsally (adductor window). The Meckelian window is situated entirely anterior to the adductor window, in contrast to the majority of temnospondyls. The adductor chamber is deepest in the posterior third of the mandible, about at midlength of the Meckelian window.

The posterior portion of the mandible is extensively ossified. It integrates the tooth arcade of the dentary into the framework of the mandible, forms an unusually large articulation facet (area glenoidalis), and bears a long and deep postglenoid area (JUPP & WARREN 1986; retroarticular process of former authors). This is largely a posterior outgrowth of the surangular, with only minor participation of the angular and prearticular, and very variable participation of the articular. The postglenoid area (PGA) in *Mastodonsaurus giganteus* is longer than in any other capitosaur.

In *Mastodonsaurus* such as in most capitosaurs the prearticular forms part of the glenoid area in establishing an extended jaw articulation. In *Mastodonsaurus* however this hamate process is remarkably high and well-ossified (ROMER 1947). The glenoid region consists of two sagittal grooves separated about in the midline of the mandible by a broad ridge. The lingual fossa is conspicuously extended anteriorly and dorsally by participation of the prearticular to form the hamate process, which is very suggestive for the maximal gape angle in this species.

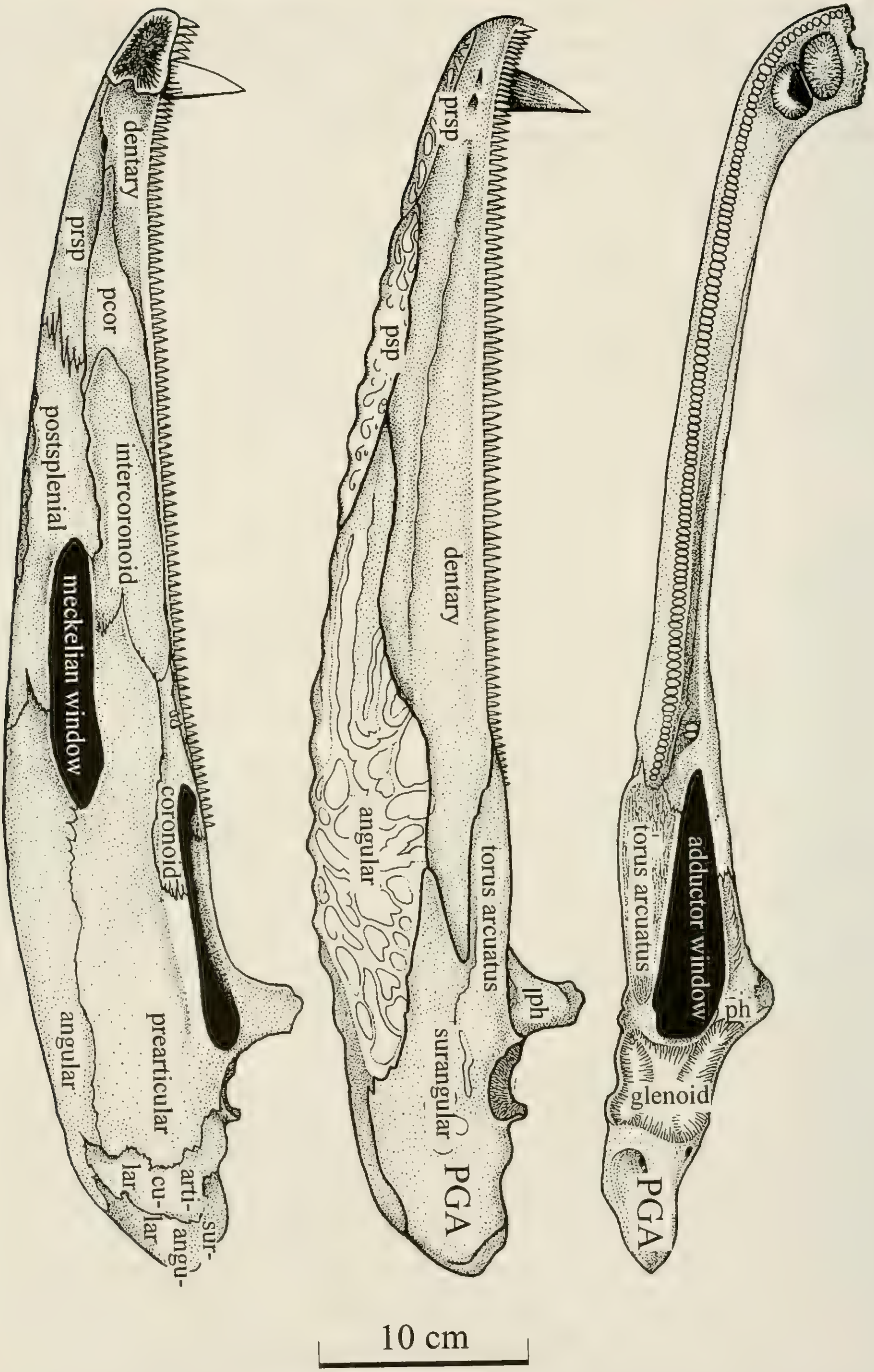

dentary
prsp
pcor
postsplenial
intercoronoid
meckelian window
coronoid
angular
prearticular
arti-
cu-
lar
lar
sur-
angu-
prsp
psp
dentary
angular
torus arcuatus
ph
surangular
PGA
torus arcuatus
adductor window
ph
glenoid
PGA
10 cm

Fig. 23. Mandible of *Mastodonsaurus giganteus* from different perspectives. Most typical of the genus are the large symphyseal tusks, the elongated postglenoid area, and the hamate process of the prearticular. Based on several well-preserved and uncrushed specimens, particularly SMNS 56634 and 80880.

Preservation

As the mastodonsaur mandible contains some particularly delicate structures, compaction has affected most specimens quite seriously. Macroscopic fracturing frequently crushed or even largely destroyed the adductor chamber. The thin ossifications on the lingual side (prearticular, intercoronoid, and postsplenial) are usually broken and distorted, now being attached to the still articulated inner side of the thick labial bones (angular, dentary). The hamate process (prearticular) is often broken away or partially worn off, so that it is sometimes found isolated.

In addition to fractures, compaction also resulted in major continuous displacements with the result of considerable deformation of structures. Such deformation primarily affected the following regions and their relations to each other:

- Tooth-bearing top of dentary inclined lingually;
- Tusks of symphysis bent medially;
- Adductor chamber narrowed by deformation of prearticular and coronoid;
- Hamate process (prearticular) inclined lingually and glenoid facet torded thereby;
- Width of articular glenoid region decreased;
- Width of postglenoid area decreased;
- Height of postglenoid area decreased.

Surangular

The surangular wedges in between the dentary and angular by means of overlapping sutures, then frames the glenoid area of the articular lingually and posteriorly, and further backwards it forms the main body of the PGA (fig. 27). It comprises at least _ of the width of the PGA, and forms a massive ossification whereas the articular, prearticular, and angular are thin sheets of bone overlying it to a variable extent. The PGA is the only part of the mandible where a dermal bone forms such an extensive threedimensional block. Further anterior the surangular builds the complete labial margin of the adductor window and forms part of the bordering of the labial wall of the adductor chamber, as well. The top of the labial wall of the adductor chamber (torus arcuatus, Bystrow & Efremov 1940) borders a widened and slightly concave area medial to it (angulus adductoris), see fig. 23. This shelf is covered by numerous parallel stripes and ridges suggesting fleshy insertion of musculature. The surangular meets the coronoid in a broad, serrated suture about at the anterior fifth of the chamber.

The posterior border of the glenoid region (articular) and the dorsolabial margin of the postglenoid area form high crests. The latter is curved in a sigmoid fashion. Its anterior half is raised slightly above the level of the glenoid region and was therefore termed postglenoid ridge (Jupp & Warren 1986). The labial side of the PGA is characterised by heterogenous sculpturing: roughened surfaces alternate with thick tubercles and short ridges, and finally smaller grooves exist next to the well-established sulcus articularis and sulcus accessorius.

The suture with the dentary runs on the labial side somewhat ventral to the torus arcuatus (ta). A long posterior lappet of the dentary overlaps an elongate depression of the surangular. The bones differ in the type and amount of sculpturing. Lingually the surangular may form a large part of the PGA as well, or alternatively be overlapped to some extent by a posterolingual projection of the articular. The articular usually forms a posterior spine covering the dorsolingual margin of the PGA. From

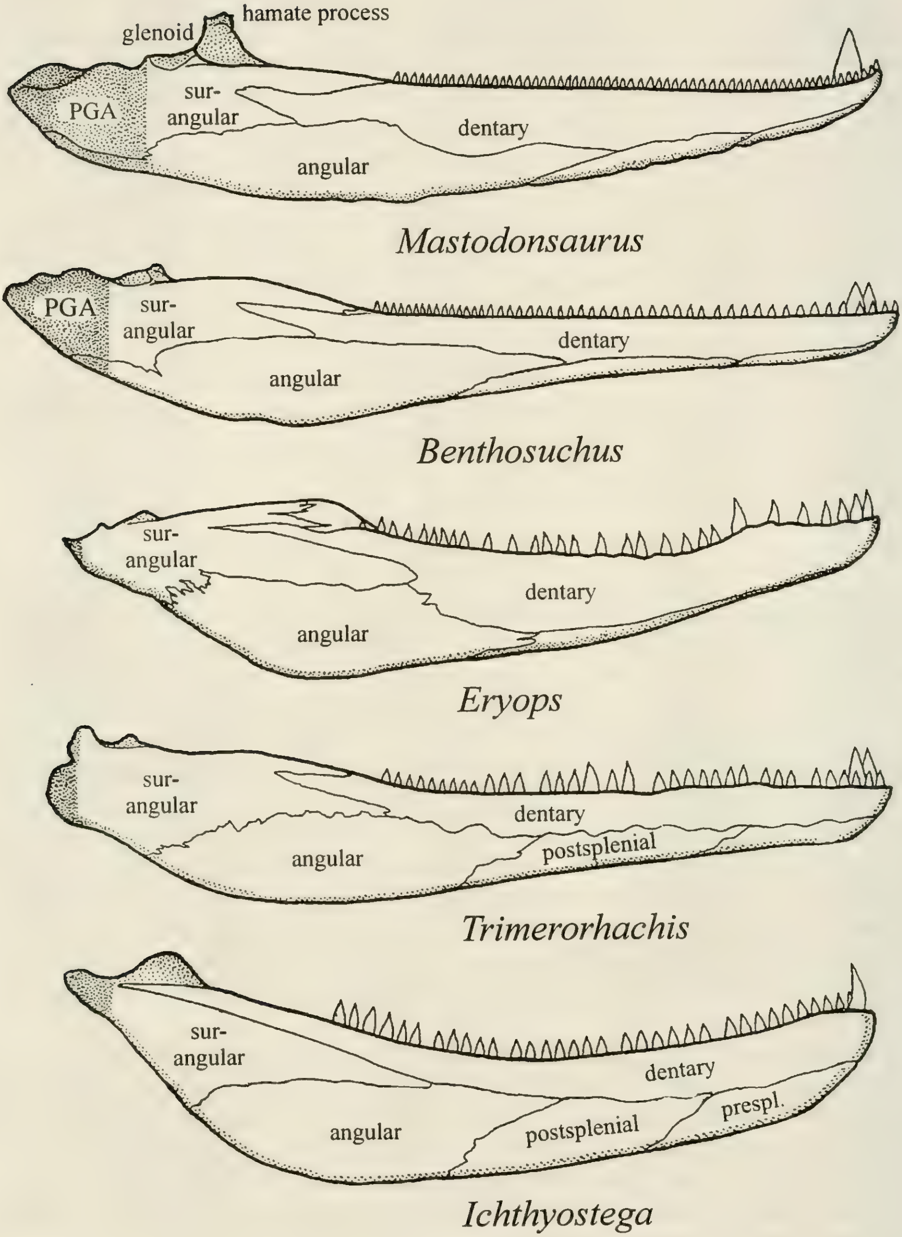

glenoid
hamate process
PGA
sur-
angular
dentary
angular
Mastodonsaurus
PGA
sur-
angular
dentary
angular
Benthosuchus
sur-
angular
dentary
angular
Eryops
sur-
angular
dentary
postsplenial
angular
Trimerorhachis
sur-
angular
dentary
prespl.
postsplenial
angular
Ichthyostega

Fig. 24. Comparison of mandibles in selected temnospondyls, viewed from labial side. *Ichthyostega* after JARVIK (1996), *Eryops* after SAWIN (1941), and *Benthosuchus* after BYSTROW & EFREMOV (1940); others from personal observation. Not drawn to scale.

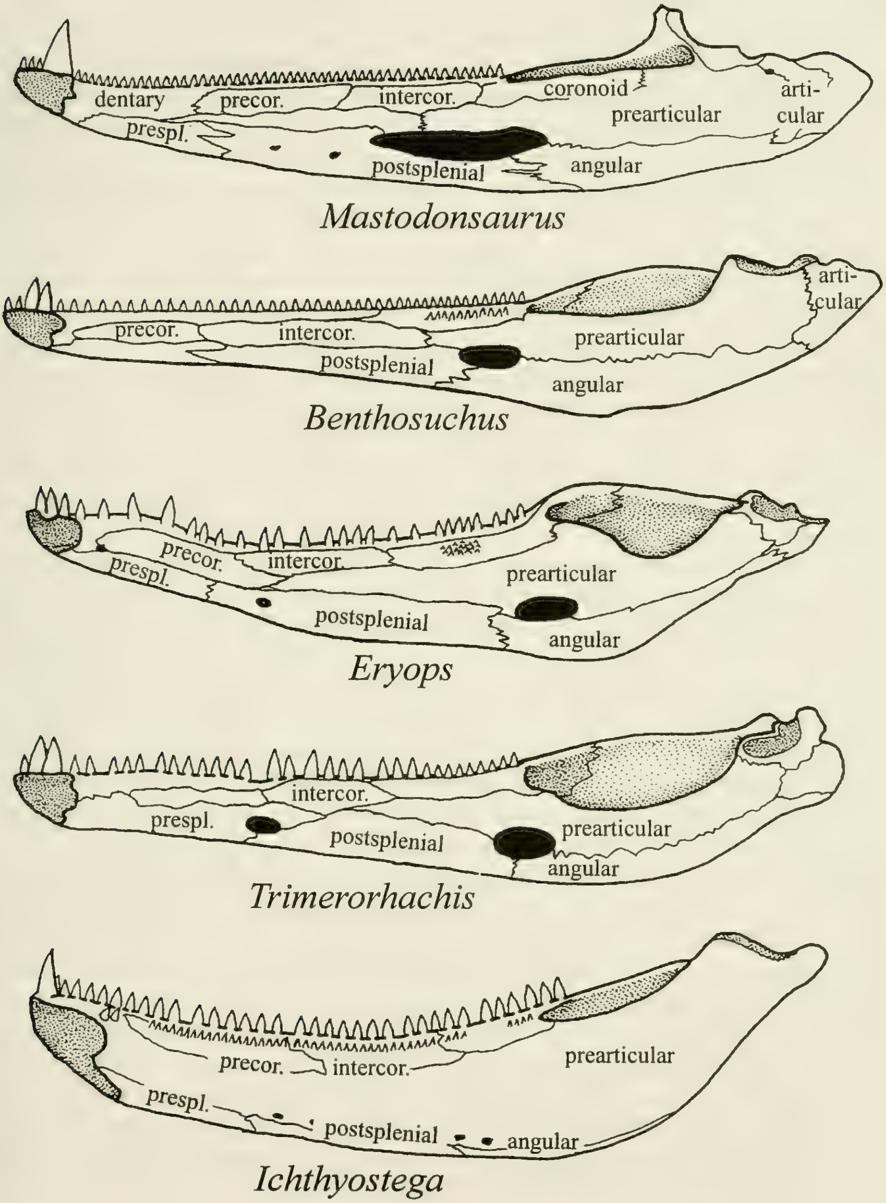

dentary
precor.
intercor.
coronoid
arti-
cular
prespl.
prearticular
postsplenial
angular
Mastodonsaurus
arti-
cular
precor.
intercor.
prearticular
postsplenial
angular
Benthosuchus
precor.
intercor.
prespl.
prearticular
postsplenial
angular
Eryops
intercor.
prespl.
postsplenial
prearticular
angular
Trimerorhachis
prearticular
precor.
intercor.
prespl.
postsplenial
angular
Ichthyostega

Fig. 25. Comparison of mandibles in selected temnospondyls, viewed from lingual side. *Ichthyostega* after JARVIK (1996), *Eryops* after SAWIN (1941), and *Benthosuchus* after BYSTROW & EFREMOV (1940); others from personal observation. Not drawn to scale.

there a thin sheet of bone may eventually grow ventrally to successively cover the roughened lingual surangular surface. The angular and prearticular meet the surangular in a double-sigmoid suture.

The postglenoid area of *Mastodonsaurus* is to a large extent formed by the surangular. The dorsal surface of the PGA has a deep groove aligned to the long axis of the mandible. This groove is by definition not an arcadian groove (WARREN & BLACK 1985) as it is not situated between the articular and surangular, but is bordered on both sides by the surangular instead. A shallow arcadian groove is nevertheless present in *Mastodonsaurus*, resulting from the failure of the articular to entirely cover the concave lingual surface of the surangular (a consequence of poor ossification). To distinguish both these grooves, the deep surangular groove is termed fossa postglenoidalis. This is distinctly deeper than in all other temnospondyls and in may vary considerably in alignment, ranging from curved to entirely straight. The fossa originates at the top of the elevated hinder margin of the glenoid area. The surface of the groove may be smooth to roughened, but often there is a large foramen in its deepest point, which is usually in the anterior third of the PGA. The lingual wall of the fossa postglenoidalis is much lower than the labial (postglenoid ridge, see below) rounded, and often roughened. Variation in most morphological traits of the PGA is broad, hence a species identification based on only a mandible fragment is certainly problematic.

There is an immediately apparent problem with JUPP & WARREN's (1986) concept, rising from the investigation of the Kupferzell material. These authors presented a welcome and useful discussion of lower jaw anatomy in temnospondyls. Among the invention of several useful descriptive terms they attempted a typological distinction of mandibles on the basis of the postglenoid area (PGA). Two types of PGA's were distinguished which are supposed to differ in 9 features from another. *Mastodonsaurus* displays considerable variation in the morphology of the PGA, and is especially variable regarding the proportion of elements and their participation to this region. Because of the broad variation of its PGA, the distinction of JUPP & WARREN's two mandible types cannot be successful here.

Indeed *Mastodonsaurus* shares similarities with both types to an equal extent: it is similar to "type 1" in (1) the angular lying ventral to the articular, (2) the posterior extremity of the surangular forming an arcadian process, (3) a deep arcadian groove being present (exclusively bordered by the surangular though), and (4) the foramen chordae tympani separating articular and prearticular (in some specimens only).

PGA "type 2" shares with the mastodonsaur mandible the following features: (5) the prearticular almost always extends into the PGA, (6) the angular lies labial to the articular, (7) the posterior extremity of the articular never forms a true retroarticular process (sensu WARREN & BLACK 1985), and (8) the surangular always forms the posteriormost extremity of the PGA. It is apparent that most characteristics of the two types need not exclude one another but may occur in combination. Nevertheless JUPP & WARREN's work forms a serious and necessary approach towards a better understanding of this long-neglected yet complex and potentially phylogenetically informative structure. MARYÁNSKA & SHISHKIN (1996) have recently also focussed on PGA morphology, dealing with capitosauroids in more detail. Their results, particularly regarding *Mastodonsaurus torvus*, are largely corroborated by the study of the mandible in *M. giganteus*.

Angular

This is one of the major ossifications in the posterior half of the mandible, forming the lateral and bottom walls of the adductor musculature. It constitutes the largest area of the mandible covered by dermal sculpturing (figs. 23, 27). The angular is wedged in labially between the surangular, dentary, and postsplenial and lingually the prearticular and surangular, sometimes the articular. The sutures are mostly squamate and interfinger with mirror-imaged lappets of the partner elements (surangular, dentary, postsplenial, articular partim). The high degree of ossification correlates with the apparent role as main resistance against the most profound (and longest) portions of the adductor musculature.

The entire element is relatively low, having its deepest measure shortly behind the anterior end of the adductor chamber. Its (labial) shape is that of a longitudinally elongated oval, with a pronounced anteroposterior asymmetry in that the anterior part is much longer and terminates in a long, delicate process. In excellently preserved specimens the angular is considerably vaulted in the transverse plane, the adductor chamber hence having a markedly convex lateral wall. The angular is throughout relatively thick, but most strongly ossified ventrally where it forms the bottom of the adductor chamber. Lingually it contributes about 1/3 to the formation of the medial wall of the adductor chamber. Its lingual surface is largely smooth; the sculpturing starts abruptly exactly at the turning point towards the labial side. The border between sculptured and smooth bone runs along the edge of the angular up to the posterior third of the bone, where the edge becomes more rounded and bears numerous rough, curved ridges.

Almost the entire labial side of the element is covered by intense sculpturing. This suggests a shallow position of the labial bone surface within the dermis. Unlike in the skull roof the sculpturing ridges make up one half of the thickness of the bone. The sculpturing pattern consists of long radial rays of ridges which converge towards a small area slightly posterior to half length of the bone. Distally from the point of convergence these ridges are well-defined and single, whereas they proximally unite to give a reticulate pattern. Most of them are not straight but irregularly curved and of variable thickness along their course.

The sutures to the surrounding elements are mostly squamate. The surangular is labially overlapped by the angular which results in a complex, serrated suture. Sculpturing ridges grow along overlapping parts of the angular and take over to the surangular, resulting in a firm stabilisation of these regions. The dentary is also overlapped along its entire contact to the angular. There the sculpturing ridges end abruptly at the margin of the angular; the dentary ascends rapidly and is easily recognised by its intense covering with numerous stripes and fine ridges that run parallel to the mandibular long axis. Anteroventrally the angular is overgrown by a thin lappet of the sculptured postsplenial. The sculpturing of both elements does not have a continuation though. The angular forms the ventral keel almost up to the posterior end of the postglenoid area. The surangular articulates both labially and lingually by sticking to the internal sides of the V-shaped frame formed by the angular. The angular-surangular suture is lingually straight and labially serrated. A thin posteroventral projection of the articular may wedge between the surangular and angular lingually, and in this case it overlaps the angular largely, almost reaching the ventral keel. In one specimen the articular even separates the angular from the surangular medially for a short distance. The angular meets the prearticular in an only little serrated, slightly squamate suture.

Postsplenial

The postsplenial is a long and well-ossified strut on the lingual side of the mandible. It forms a predominant part of the ventral keel and extends dorsally well beyond the level of the angular and splenial (fig. 23). Its length is almost half the measure of the lower jaw, and lingually it is exposed over almost its whole length.

On the lingual side the postsplenial contacts the angular posteriorly, the prearticular and intercoronoid dorsally, and the splenial anteriorly. Labially it borders the angular, dentary, and splenial. The postsplenial makes only a minor contribution to the labial side, however. The surface of this part is intensively sculptured by short, reticulate ridges. As with the angular, there is a well-defined ventral edge of the bone where sculpturing starts abruptly by a long groove.

The labial surface of the bone is convex and throughout smooth. Posteriorly it borders the elongate Meckelian window, forming 2/3 of its ventral margin. The suture with the angular there is curved like a V and strongly serrated. The suture with the splenial extends over a larger area and forms a complex zig-zag line. Dorsally the postsplenial extends to build the anterior, pointed margin of the Meckelian window. The dorsal process involved in this is stout and abuts against the prearticular. Generally the structure and proportions of the postsplenial are very much like in plesiomorphic capitosaurs such as *Benthosuchus sushkini* (Bystrow & Efremov 1940). The major difference is caused by the proportionately much longer Meckelian window which exceptionally expands in *Mastodonsaurus* up to about postsplenial midlength. In this feature *Heptasaurus* (Wepfer 1923a) is very similar whereas trematosaurids which also possess elongated Meckelian windows differ (Nilsson 1943).

On the ventral side the margin of the lower jaw forms a stable rod in which the angular, postsplenial, and splenial are very tightly integrated. Sutural serration is strengthened by ridges which bridge and overprint the proper bone contacts. There are two large foramina anterior to the Meckelian window which open posteriorly, suggesting an exit of nerves or vessels in that direction (anterior Meckelian foramina of authors). On the lateral side of the lingual part the foramina unite as an elongate oval opening in a larger depression. This side is also nearly completely smooth.

Splenial

The shallow splenial aligns to the postsplenial anteriorly and participates in the shaping of the symphyseal region (figs. 23, 26). It contacts the postsplenial posteriorly on both sides, the intercoronoid and pre-coronoid dorsally on the lingual side, and the dentary again on both sides dorsally. There is, however, variation as to how far the splenial reaches anteriorly. In most specimens it completely floors the dentary, contacting its contralateral element at the floor of the symphysis. The suture of this contact is roughened, and the splenial markedly expands in the region. Labially the splenial contribution is larger than lingually, which reverses the presymphyseal state, such as to form the structure of a screw. The splenial portion of the symphysis, moreover, juts out of the vertical plane of the dentary suture surface. This suggests a rather loose articulation of the two lower jaw rami. In a few specimens the splenial ends slightly anterior and ventral to the precoronoid. In these the dentary fails to completely fuse at the ventral edge of the symphysis, which produces a narrow slit. In transverse section the splenial is U-shaped anteriorly and nearly V-shaped posteriorly. The precoronoid overgrows the splenial lingually, forming only a very thin sheet of bone. Further backwards the precoronoid increases in thickness and almost completely roofs the canalis primordialis. Close to the symphyseal region the splenial runs through a large foramen (foramen postsymphysealis) which is throughout present. Additional foramina of smaller size eventually appear further posteriorly, close to the suture between the splenial and dentary or splenial and precoronoid. The lingual side of the splenial is smooth except for a small, roughened platform close to the anterior end of the precoronoid in some specimens. Finally the sculpturing of the labial side is much weaker than that of the postsplenial. It mainly consists of shallow pits and short grooves of similar length, which end in the lower fourth of the height of the symphysis. The onset of sculpturing is abrupt and demarcated by a single, narrow ridge.

Articular

The articular is primitively the only mandibular bearer of the jaw articulation. It is a solid unit which has the surface of a saddle. The entire periphery of this perichondral replacement bone is made of rather thin dermal ossifications which converge ventrally to it completely. The articular is surrounded by the surangular posteriorly and anterolaterally on the labial side, and the prearticular lingually and anteriorly at the hinder end of the adductor chamber (fig. 23).

The general structure of the articular, especially the proper articulation facet is very similar throughout temnospondyls. It is basically tripartite: an outer and inner groove are separated by a broad bulge. Grooves and bulge are aligned subparallel with the long axis of the mandible, or eventually markedly inclined obliquely towards the lingual side. In *Mastodonsaurus* the inner groove is larger and particularly elongated anteriorly where it connects to a projection of the prearticular. The facet proper is easily recognised by its rough, poriferous surface typical of perichondral ossifications with cartilaginous cover. It remains unclear how deep the articular participates in the posterior bordering of the adductor chamber, because it is covered by the prearticular there.

The articular does never form the main component, nor does even reach the extent of the surangular in the PGA. Apparently there are two most frequent structural types possible in *Mastodonsaurus giganteus* from Kupferzell: either the articular forms a narrow shaft which strengthens the dorsolabial margin of the postglenoid area, or it expands labioventrally to firmly contact the angular and separating the prearticular from the surangular.

Prearticular

The prearticular is the largest element on the lingual side of the mandible and entirely confined to it. It may be divided into two structural different parts: (1) the thickened dorsal region which forms part of the jaw articulation and borders the adductor window lingually, and (2) the modestly ossified wall of the adductor chamber that is often only fragmentarily present. The prearticular contacts the surangular posteriorly, forms the cover for the lingual and front sides of the articular, meets the

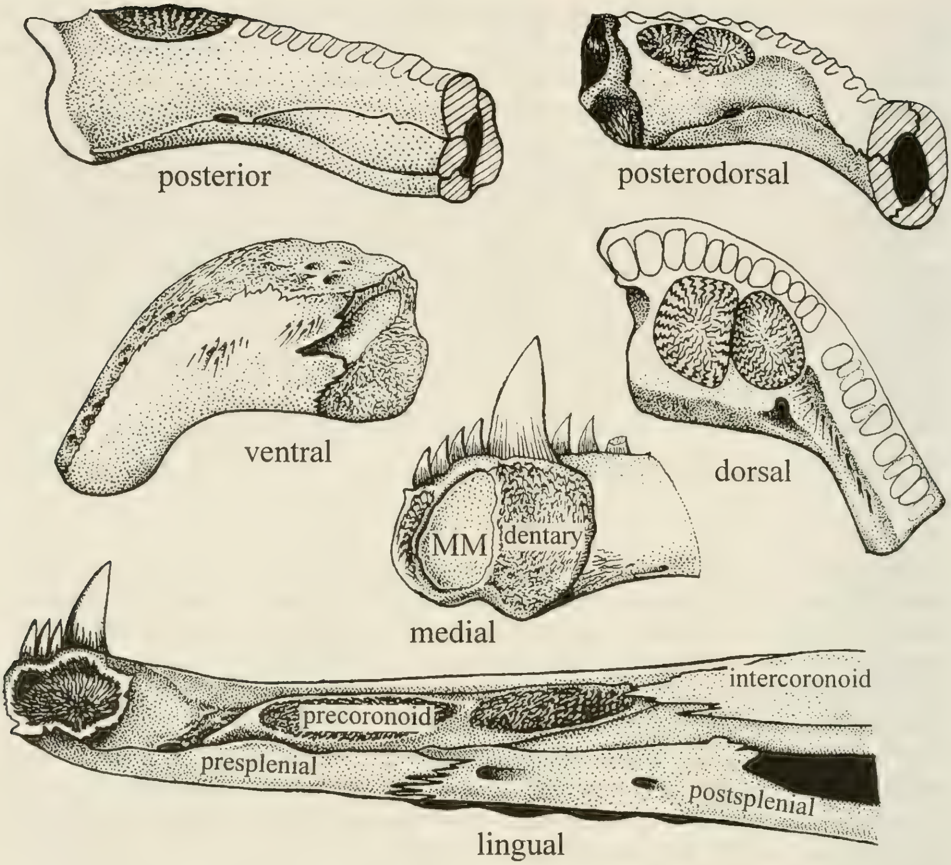


Fig. 26. Symphyseal region of *Mastodonsaurus giganteus* from different perspectives. The sockets of marginal teeth are characteristically oval. Note the existence of an additional replacement bone in the symphysis, the mentomandibular ossification (MM). The precoronoid and intercoronoid are thin sheets of bone, which overplate the massive dentary.

angular near the ventral edge and the postsplenial at midheight, and is finally covered dorsally by the coronoid and intercoronoid (fig. 23).

The dorsal, thickened part starts slightly anterior to the glenoid area which it frames lingually. The inner groove of the glenoid articulation facet extends anteriorly far beyond the margin of the central bulge and the outer groove of the articular. At the same time it curves dorsally to form the highest point of the mandible. The whole area in which this groove is set is formed by the articular. In lateral view, the articulation facet describes a quarter circle; this feature is unique for a small group of capitosaurs (SCHOCH 1997a). The prearticular forms the complete dermal envelope of the extended inner glenoid fossa. This whole projection was termed processus hamatus by BYSTROW & EFREMOV (1940); I shall use this term only for the prearticular part (fig. 27). The hamate process widens as it ascends and finally ends in a dorsally convex edge. All edges framing the articular component are thickened and protrude the slightly concave glenoid surface. The back of the hamate process (which runs anteroventrally) is keeled and roughened. Its thick lateral flank is a broad frieze which participates in the framing of the large upper part of the adductor chamber. Lingually the hamate process is strengthened by a central column that continues anteriorly into the edge of the adductor window (torus lingualis).

Prearticular and coronoid nearly fuse at this lingual bulge, whereas anteriorly their suture is well-established. Further ventrally the lingual bulge is separated from the rather thin bone by a step. The coronoid overlaps the prearticular in its anteriormost portion. Conversely, at about 2/3 the length of the Meckelian window, the prearticular meets and clearly overlaps the intercoronoid. The result is a zig-zag suture strengthened by numerous parallel ridges. The entire lingual surface of the prearticular is smooth and solely covered by isolated tiny pores. Especially the posterodorsal rim of the Meckelian window is very weakly ossified and almost always broken.

Coronoid

In the plesiomorphic condition for tetrapods, the dentary tooth arcade is accompanied by a series of three dentigerous bones on the lingual side. This is the coronoid series, consisting (from anterior backwards) of the precoronoid, intercoronoid, and coronoid (Nilsson 1944; Jupp & Warren 1986; Schoch 1998). Numerous temnospondyl species, however, exemplify the loss of teeth on the anterior two of these elements. Throughout capitosaurs only the coronoid bears teeth, and their number is generally very limited (an exception is a new benthosuchid from southwestern Russia which bears a tusk pair on each element of the coronoid series; M.A. Shishkin, pers. comm.)

The coronoid of *Mastodonsaurus* is more firmly integrated and by itself more important for the stability of the adductor window than it is in most other capitosaurs (fig. 23). In particular it contributes to the formation of the bulges (torus arcuatus and torus lingualis) which frame the adductor window on both sides of its front. The shape of the coronoid is that of a fork, with the region anterior to the adductor window being the shaft and the window-framing rami the spikes. The lingual ramus is, however, distinctly longer and more slen-der than the labial which is flattened to give the anterior surface of the angulus adductoris.

The element bears three teeth arranged in a row and situated near the suture with the dentary, anterior to the margin of the adductor window. The teeth are generally similar to and of the same size as those of the dentary. The region surrounding these teeth forms a shallow, longitudinal depression which is covered by pores and small grooves. Prearticular and surangular are overlapped by the coronoid, with sutures facing straight dorsally and having parallel ridges. The suture with the dentary instead runs in a broad groove lingual to the tooth row of the dentary, with the greater part of this groove formed by the coronoid in the posteriormost part, but the dentary further anteriorly. Towards its anterior end the coronoid expands somewhat down the lingual flank, where it contacts the intercoronoid in a broad suture whose topography is unknown.

Intercoronoid

This is the longest element in the coronoid series and in contrast to the coronoid entirely confined to the lingual side. It reaches nearly the length of the postsplenial to which it relates like a mirror-image on the dorsal side of the mandible. The intercoronoid roughly speaking forms an elongate rectangle which is posteroventrally expanded. It contacts the coronoid posteriorly and dorsally, the prearticular posteriorly, the postsplenial ventrally, the precoronoid anteriorly, and finally the dentary labially.

In contrast to all known capitosaur mandibles, the intercoronoid of *Mastodonsaurus* forms the anterodorsal margin of the Meckelian window (figs. 23, 26). This is the consequence of the extraordinary size and position of this window and the proportions of the intercoronoid. Its posteriormost portion reaches unusually far ventrally where it meets the prearticular in a relatively broad suture. The situation might be similar in *Cyclotosaurus robustus* which also possesses a large Meckelian window, but unfortunately the sutures are not preserved in the available material (Schoch submitted 1).

The intercoronoid is not dentigerous such as in many basal tetrapods, but instead has a smooth surface. The only exception is its dorsal margin which is thickened like in the coronoid and additionally gives rise to a small, elongate platform with a roughened surface. The intercoronoid is overlapped by the postsplenial and the coronoid; conversely it overlaps the precoronoid and interfingers with the prearticular is a very tight suture. The contact with the dentary runs ventral to the upper margin of the lingual side and appears to be squamate with the intercoronoid overlapping the dentary. Dorsal and ventral areas of the intercoronoid differ much in thickness: while the upper portion is transversely oval and well-ossified, the ventral margin which borders the postsplenial (and sometimes the splenial, as well) often is only a thin sheet tending to get crushed in the region where it roofs the canalis primordialis.

Precoronoid

This is the anteriormost, smallest, and most weakly ossified element in the coronoid series. Having the shape of an elongated rhomboid, the precoronoid wedges in between the splenial and dentary anteriorly and closes up to the intercoronoid posteriorly (figs. 23, 26). A contact to the postsplenial may eventually be established. Along its entire dorsal margin it is bordered by the dentary. Its orientation is almost completely vertical and mainly forms a thin cover of the lingual flanks of splenial and dentary. At the anterodorsal edge of the element there is a slightly raised area with an irregular surface. The anterior contact with the splenial and dentary is pointed, and in this region several parasymphyseal foramina may occur; one larger foramen exactly situated on the suture between dentary and precoronoid is throughout present. The sutures are smooth and all squamate, and among the neighbouring elements the intercoronoid is the only which overlaps the precoronoid.

Dentary

The tooth arcade of the lower jaw is practically formed by the dentary, as the coronoids largely lack teeth in *Mastodonsaurus* (fig. 23). The dentary is a broad strip of bone set in the framework formed by the coronoids, angular and prearticular. Whereas it is hardly exposed lingually, there is a broad labial portion which underlaps the angular and splenials. This flank is peculiar because of its unique mode of sculpturing, consisting of numerous parallel stripes and ridges which are aligned to the upper margin of the bone. The whole latus dentalis has an undulating surface in transverse section.

The dentary is the largest element of the mandible, and altogether 8 bones contact it: the surangular, angular, postsplenial, splenial, mentomandibular, and the three coronoids. It is labially overlapped by the splenials and the angular, but posteriorly wedges in between surangular and angular by means of a long cultriform process. The transverse sections range (from posterior forwards) between transversely oval over vertically oval to U-shaped.

The element thickens markedly as it bends into the transverse plane at the symphyseal region. The symphysis proper is short but very broad, almost doubling the width of the dentary. The plane floor of the dental arcade narrows to about half its width as the tooth arcade curves medially. The teeth diminish in size, and the tooth sockets attain a more rounded, short-oval shape different from the predominant shape in the rest of the arcade. The tusk pair is situated rather laterally, leaving a well ossified, smooth region medially to it. Naturally they match with the lateral position of the aperturae praemaxillares and the penetration sites of the alary processes. Such a lateral position of symphyseal tusks (and the existence of paired anterior windows in the palate) is a state of numerous temnospondyls, such as *Ichthyostega* (JARVIK 1996), *Trimerorhachis* (CASE 1935), trematosaurids (NILSSON 1943), and the capitosaur *Eocyclotosaurus* (KAMPHAUSEN 1989). However, the size of this tusk pair in *Mastodonsaurus* is unique. The sculpturing of the anterior symphysis is characterised by numerous pores embedded into an ill-defined pattern.

Dorsal to the mentomandibular ossifications a part of the medial margins where the symphsysis pairs are attached remains unossified. The mentomandibulars themselves do not have a bony contact, but end slightly lateral to the suture between the dentary halves. In contrast to several other capitosaurs (*Eryosuchus*, *Parotosuchus* partim, *Wellesaurus*, and *Kupferzellia*) there is no additional tooth row posterior to the tusks.

Mentomandibular ossification

The large symphysis of *Mastodonsaurus giganteus* contains a solid, entirely ossified replacement bone which may be called mentomandibular ossification (fig. 26). The mentomandibular occurs in recent amphibians and was often concieved a unique feature for lissamphibians (STADTMÜLLER 1936: 651). It is defined as a separate ossification of the mentomeckelian in the symphyseal region. *Mastodonsaurus* is the first temnospondyl in which such an ossification can be documented unambiguously. The shape of the cross-section of this bone (taken at the articulation surface of the symphysis) varies from circular to transversely elliptical and vertically oval. The structure of the bone is homogenous and clearly differs from that of the dermal elements covering it. It has a fine-grained fabric yet forms a solid mass with considerable potential to resist compaction. In contrast to the dermal bones the mentomandibular is never fractured by compaction, but at best slightly deformed; it might be crucial for the throughout excellent preservation of the symphysis.

The length of the mentomandibular is not exactly known, but it does not reach the region of the precoronoid/intercoronoid suture, of which numerous transverse sections exist at different growth stages.

Mandibular windows

A strong and differentiated adductor musculature is considered primitive for tetrapods. This is supported by direct neontological evidence and palaeontological data on the morphology of the muscle chambers. The insertion sites for these muscles are situated to a large extent in an elongated groove anterior to the articulation facet and framed by the prearticular lingually and angular labially. In many basal tetrapods the dermal investing bones form a relatively high, dorsally widening chamber rather than a mere groove, which is referred to as cavitas adductoris here. There is no clear concept whether this chamber is a unique feature of some higher group or rather a convergent acquisition. *Mastodonsaurus* has a long adductor chamber whose both walls are relatively high which is typical of capitosaurs (fig. 23).

The side walls of the chamber differ in size, height, thickness, and extent of vaulting. The adductor window is the dorsal opening of the adductor chamber. Typically, it is almost completely edged by the prearticular, surangular, and coronoid. The latter element gives particular stability to the window by forming its anterior, pointed margin on both sides. Its sutures to the surangular and angular are tight and eventually co-ossify.

The adductor window opens straight dorsally which contrasts the situation found in most other temnospondyls, and certainly bears functional significance. This window is anteriorly narrow and widens continuously backwards, until it reaches up to three times the anterior width posteriorly. On the lingual side the rim of the window is straight and has a thickened margin (torus lingualis). The lingual wall (prearticular) is further only slightly convex and aligned parallel to the long axis of the mandible. The labial wall (angular) is more clearly convex. The labial edge of the window ends in a broadened bulge (torus arcuatus) and runs fairly straight, by which it differs from other genera such as *Eryops* or *Trimerorhachis*. In *Mastodonsaurus* there is an exceptionally broad, concave adductor edge (angulus adductoris), running medial to the convex torus arcuatus. This edge is especially broad anteriorly where it constricts the adductor window. It slopes continuously in posterolateral direction.

The back wall of the adductor chamber is posteriorly convex and slopes anteriorly. The chamber narrows towards the bottom and its main axis changes, thereby aligning to the course of the ventral rod of the mandible. There is a large foramen in the posterior wall which is rather close to the foramen chordae tympani, suggesting the entrance of a larger nerve branch. The anterior end of the adductor window does not descend to form a closed wall, but instead the adductor chamber continues, being confluent with the canalis primordialis. The latter narrows and shallows only slightly in anterior direction, but further along narrows rapidly having almost disappeared at level of the suture between the anterior coronoids. Supposedly the canalis primordialis persists as narrow, laterally compressed channel, supposedly up to the posterior end of the mentomandibular. The extent of cartilage present inside this channel is difficult to estimate, especially on the bottom of the adductor chamber proper.

The fenestra Meckeli is a relatively large opening throughout basal tetrapods and therefore referred to as window here, following the tradition of classical morphology (fig. 25). It is best defined as the lingual opening of the adductor chamber. The widespread term 'foramen' should not be used in this case and instead be reserved for small openings which are caused by the penetration of vessels and nerves. In the majority of cases a distinction between these two types does not pose problems. The term 'anterior Meckelian foramen' relates to the fact that the Meckelian window was frequently termed 'posterior Meckelian foramen' (Nilsson 1944; Jupp & Warren 1986); the former term is useful, because sometimes additional foramina occur further posteriorly.

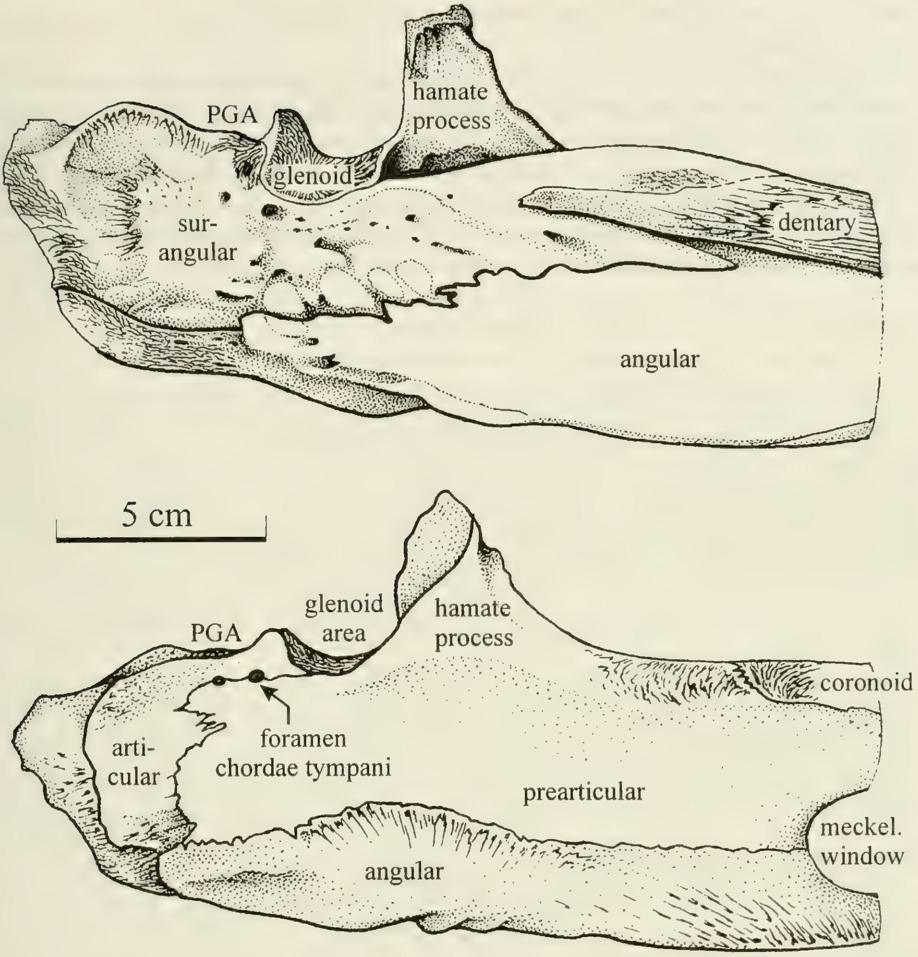

PGA
hamate process
glenoid
sur-angular
dentary
angular
5 cm
glenoid area
PGA
hamate process
coronoid
arti-cular
foramen chordae tympani
prearticular
meckel. window
angular

Fig. 27. Posterior portion of mandible in *Mastodonsaurus giganteus* from labial (above) and lingual sides (below). The hamate process forms a dorsal extension of the prearticular, which accommodates an anterodorsal projection of the articular glenoid facet. The postglenoid area (PGA) is much elongated with characteristically straight dorsal margins on both sides; the dorsal surface of it is well concave.

Review on the structure of the mandible

It was emphasised that there are marked differences in the extent of ossification. The strongest bones may be distinguished according to their apparent integrative role. Firstly, the elements of the ventral rod control the shape of the ramus and stabilise the floor of the adductor chamber (dentary, splenials, angular). Secondly there are ossifications involved in the jaw articulation (articular, hamate process, and their immediate periphery). And thirdly there are all bones which connect the dentary arcade to the walls of the adductor chamber (coronoid, articular, surangular).

Among all mandibular elements the surangular, angular, and coronoid certainly have the highest degree of ossification, as measured by thickness, density, and amount of sculpturing.

The structure of the sutures on the lingual side is relatively straightforward: (1) rims of windows are thickened with sutures there tending to co-ossify, (2) sutures near or perpendicular to windows are strongly serrated and may eventually be strengthened by sculpturing, (3) sutures connecting elements of the strong ventral rod likewise, (4) the upper margins of splenial and postsplenial are strengthened and abut against the lingual surface of the ventrally thinning dentary, (5) these are overlain by thin plates (coronoids) that overlap one another successively.

3.2. Postcranial anatomy

3.2.1. Historical sketch

The study of the postcranial anatomy of basal tetrapods started, among few other finds, with the description of the Lower Permian *Archegosaurus decheni* from the Saar-Nahe Basin (Meyer 1858) and the first Triassic capitosaurs from Baden-Württemberg (Meyer & Plieninger 1844; Quenstedt 1850; Fraas 1889). Surely the finds of *Mastodonsaurus giganteus* were the most impressive among these, and the articulated Lettenkohle specimens from Gaildorf, unspectacular as they seem today, challenged the works of Plieninger and Fraas. Both already arrived at a variety of fairly sound conclusions about the general structure of the postcranial skeleton of this species.

The knowledge on capitosaur postcranial anatomy grew comparatively slowly thereafter, which is explained by the disarticulated nature of most capitosaur finds and the widespread tendency to collect mainly the massive and impressive skulls. Huene (1922) was the last to pay attention to the articulated mastodonsaur material from Gaildorf. His reconstruction, though carried out very sketchy, gives a good impression of the gross structure and proportion of the capitosaur axial skeleton. The variety of ribs in *Mastodonsaurus* and their assignment to particular positions within the axial skeleton had long posed considerable problems (R. Wild, pers. comm.). Because of the largely disarticulated rib finds, none of the authors was able to give a comprehensive idea about the composition of the rib skeleton. Only the Kupferzell material provides a fairly complete sample of well-preserved ribs; the structure of their proximal ends, in combination with the costal skeletons in other capitosaurs, allows a reconstruction of the axial skeleton in articulation.

The Russian palaeontologists Bystrow & Efremov (1940) were very active in the field of capitosaur anatomy, and Konzhukova (1955), Ochev (1966, 1972) and Shishkin (1968, 1980) followed this tradition. These workers thoroughly described postcranial remains of several capitosaurs and other advanced actinodontids from the East European Platform (*Intasuchus, Platyoposaurus, Melosaurus, Benthosuchus, Eryosuchus*). Most of these finds were, however, disarticulated so that a reconstruction of the complete postcranial skeleton remained difficult (Ochev 1972: 128, 151).

Watson (1958) and Howie (1970) focussed on well-preserved, articulated postcranial material of two advanced capitosaurs. Their results can be regarded as the most complete accounts on the case, and especially Watson's near-complete skeleton of the West Australian *Paracyclotosaurus davidi* has served as a reference point in the reconstruction of capitosaurs ever since.

3.2.2. General structure

The postcranial skeleton is fairly conservative in basal tetrapods. The present knowledge on *Ichthyostega* (Jarvik 1980, 1996), and the comparison of the data on different groups of basal tetrapods suggest that basal tetrapods are essentially similar in the construction of neural arches and ribs, the basic structure of the limbs and girdle elements. However, the structure and arrangement of the vertebral centra is much more diverse, and the numerous differences long served as a major guide in the classification of basal tetrapods (Watson 1919; Romer 1947; Huene 1956; Panchen 1977, 1980). Jarvik's (1942, 1980) detailed work on *Eusthenopteron* and *Ichthyostega* revealed that the plesiomorphic condition most likely is the rhachitomous vertebra (in the trunk), which is present in both osteolepiforms and basalmost tetrapods and from which all other vertebral types can be derived without major problems (Panchen 1979). This idea challenged and finally overcame the notion supported by Watson (1919) that the embolomerous (diplospondylous) structure was the ancestral condition. Concommitantly, there was a major and long-going debate about the embryological origin of the components of the vertebral centra, wherein the study of Recent amphibians played a predominant role. This debate, reviewed by Gardiner (1982), apparently did not arrive at a final, clear-cut conclusion, and cannot form a matter of interest here.

The vertebral design of capitosaurs was briefly described in most of the aforementioned monographs, and the widely accepted concept is that they are derived from rhachitomous vertebrae, such as possessed by many yet not all temnospondyls (cochleosaurids: Langston 1953; trimerorhachids: Case 1935, Chase 1965; actinodontids: Meyer 1858, Konzhukova 1955, Boy 1988; eryopids: Moulton 1974, Boy 1990; zatrachydids: Case 1911, Langston 1953, Boy 1989; dissorophoids: Williston 1910, Boy 1972).

The general structure of the postcranial skeleton of capitosaurs is only known in three or four species, and there must be serious doubts as to how far we are informed about the actual vertebral diversity in this clade.

The finds of *Mastodonsaurus giganteus* are, next to those of Watson's *Paracyclotosaurus davidi*, the most complete remains of a capitosaur postcranium. The major advantage with the finds of *Mastodonsaurus* is the possibility to combine studies of old and new material. Nearly all elements of the skeleton, with the exception of the pes and the posterior part of the tail, are preserved and can be studied in great detail.

The vertebrae are composed of three types of elements: a massive cylindrical intercentrum, a relatively weak neural arch with an obliquely oriented and low processus spinosus, and small paired pleurocentra. This composition persists throughout the presacral column with certain proportional changes, up to the base of the tail (W. Kugler, pers. comm.). The presence of both neural arches and pleurocentra in the caudal skeleton is unknown, although from all evidence in other genera neural arches can hardly be conceived absent in the tail.

The ribs are very remarkable and most diverse structures in *Mastodonsaurus*. There are at least twenty different morphological costal types in the trunk, and an array of tail ribs. The trunk ribs differ in length, extent of bending, presence and expression of uncinate processes, and the structure of the proximal end. Because of uncertainties in the assignment of rib types with particular vertebral positions, the description does not specify which type may occur in which region. Instead, evidence

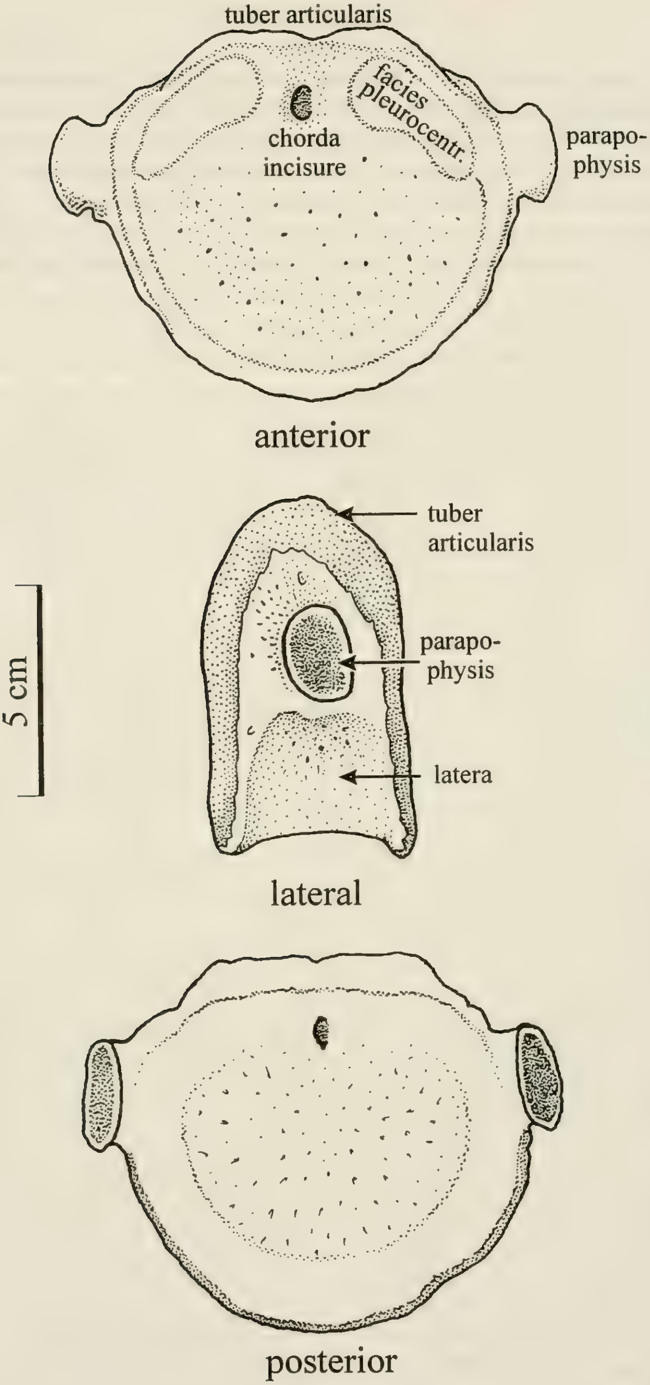

tuber articularis
facies pleurocentr.
chorda incisure
parapophysis
anterior
tuber articularis
parapophysis
latera
5 cm
lateral
posterior

Fig. 28. Main vertebral centrum (intercentrum) in a medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus* in different views. This type is characteristic only for the anterior portion of the trunk in this species. The so-called stereospondyl condition is most elaborate in this type of temnospondyl intercentra.

will be listed in section 4 (reconstruction) whereby the different sources of information are distinguished and discussed in detail.

The trunk is nearly two times longer than the skull roof (see reconstruction), and the tail evidently consists of a large number of vertebrae, according to the various types of caudal intercentra in the sample. The proper assignment of intercentra, neural arches, and ribs is a matter of reconstruction and thus discussed in section 4. The various rib types are described according to their morphology and size.

The pectoral girdle and arm are well known since PLIENINGER in MEYER & PLIENINGER (1844), FRAAS (1889), and HUENE (1922). Among these the fore limb is almost completely preserved, but to a large extent known only from isolated material. The pectoral girdle is dominated by extensive dermal ossifications, the large interclavicle and the massive clavicles (FRAAS' Kehlbrustplatten). The scapula is usually well-ossified, but rather small at first and only later in development ossification expands into the coracoid region. The humerus is an unusually long bone which is slender and undifferentiated in medium-sized specimens. The largest humerus (SMNS 4707) is stronger and somewhat stouter than in smaller specimens, but still much more slender than in most other large basal tetrapods. The lower arm is supported by well-developed, yet relatively small bones, and the manus is elongate, with slender elements and probably four digits.

3.2.3. Axial Skeleton
Architecture and Arrangement

Mastodonsaurus giganteus has at least 27 presacral vertebrae, and an unknown but probably high number of caudal vertebrae (see section 'reconstruction'). The structure and morphology of the presacral vertebral column is well-known from two articulated specimens found at Gaildorf in the 1830s (MEYER & PLIENINGER 1844; HUENE 1922); see fig. 50). The exact number of vertebrae poses only a minor problem regarding the relative length of the trunk, because the uncertainty is a matter of two or three vertebrae only. PLIENINGER, FRAAS, and HUENE estimated the number as in between 27 and 30, and among the new material two specimens from Kupferzell suggest a similar presacral count (27–29). The proportions of the presacral column relative to the skull and limb elements is also relatively clear, because there are at least two specimens in which associated finds were made (SMNS 56633 from Gaildorf and SMNS 80913 from Kupferzell).

The historical development of the various popular reconstructions of *Mastodonsaurus giganteus* is very interesting. OWEN (1841) among others stressed the idea that the species belongs to amphibians, but he conceived anurans as the most appropriate Recent equivalents rather than salamanders which were favoured by JAEGER (1828). QUENSTEDT (1850) explicitly followed OWEN, although his main interest lay in the tympanum. Ever since then, numerous life reconstructions appeared with *Mastodonsaurus* being a giant frog-like amphibian. Both OWEN and QUENSTEDT were highly influential, which may have contributed to the long persistence of this concept. A second reason may be the predominance of cranial material and also the tendency to largely neglect the scanty postcranial remains, a tendency typical of capitosaur palaeontology in general (see however WATSON 1958, OCHEV 1972, and HOWIE 1970 for exceptions). Therefore reconstructions of the whole animal remained a subject of popular treatments to a large extent. HUENE

(1922), who still could rely on all original material from Gaildorf, only tentatively figured a series of intercentra. WATSON (1919), having seen parts of the material only during a brief visit, drew a sketch of a much too short trunk and did not give a presacral count. After the disappearance of parts of the material to which PLIENINGER (1844) had referred, no further attempts to reconstruct the skeleton of *Mastodonsaurus* were published.

Other capitosaur reconstructions were exclusively guided by the vast existing knowledge on other basal tetrapods. These studies already demonstrated a fairly conservative morphology within capitosaurs, especially regarding the proportion of the capitosaur trunk (HUENE 1956; WATSON 1958; OCHEV 1972). The study of the original material reveals that the finds from Gaildorf were nearly sufficient to reconstruct the skull, the girdles, and the axial skeleton of *Mastodonsaurus* appropriately, with the exception of the morphology of the trunk ribs and the structure of the tail base. PLIENINGER (1844), FRAAS (1889), and HUENE (1922) did not hesitate to mention that the trunk was elongate and the overall proportions that of a crocodile. In addition, the length of the tail was in the literature of the last decades throughout considered similar to that of other tailed amphibians (see already HUENE 1922).

Fortunately there are at least two partially articulated specimens from Kupferzell with supposedly complete presacral columns, a medium-sized (SMNS 80913) and a truly giant specimen (SMNS 81310). They supplement the data gathered from the Gaildorf material, and in sum there can be no doubt that the trunk of *Mastodonsaurus giganteus* was fairly long, reaching nearly two times the length of the skull roof . This matches almost exactly WATSON's (1958) reconstruction of *Paracyclotosaurus davidi.* Herein the reconstruction relies on several, independent lines of evidence, as listed in section 4. I am much indebted to R. WILD, J.G. WEGELE, H. HAGDORN, and W. KUGLER for various valuable observations.

SMNS 80913 comprises a fragmentary skull and a disarticulated presacral column of 28 vertebrae. Both skull and intercentra are affected by compaction, but only moderately crushed or distorted. SMNS 81310 (Riesenexemplar) is an assemblage of skull fragments, a complete lower jaw, 30 presacral vertebrae, 6–8 neural arches, about 20 ribs, and 6 caudal vertebrae.

Each vertebral segment consists of (1) an intercentrum, (2) a pleurocentrum, and (3) a neural arch. The intercentra are very well ossified, high, and form almost complete disks, whereas the pleurocentra are minute, supposedly rudimentary ossifications. This architecture was termed the stereospondylous condition (ZITTEL 1887; FRAAS 1889; WATSON 1919: 60). Moreover, mastodonsaur morphology was generally regarded as a 'terminal point' of vertebral evolution in stereospondyl temnospondyls. WATSON (1919) and ROMER (1947) conceived the Stereospondyli to be a natural group because of the widespread tendency to enlarge the intercentrum and reduce the pleurocentrum in capitosaurs. *Rhinesuchus* and *Benthosuchus* were seen as perfect intermediate (neorhachitome) stages, connecting Lower Permian eryopids with Triassic capitosaurs.

Mastodonsaurus has the most strongly ossified presacral intercentra among capitosaurs. Despite differences in transverse section, they are remarkably similar throughout the trunk (fig. 28). In particular their height does almost not decrease towards the sacrum. The most similar intercentra are known from *Eryosuchus*, particularly *E. tverdochlebovi*, which are relatively large, well-ossified capitosaurs from the Southern Urals (OCHEV 1972). In this species the intercentra are not entirely closed dorsally, but despite this are very high and thickened such as in *Mastodonsaurus giganteus*. Their characteristic shape in lateral view is that of a trapezoid (fig. 30). Metoposaurids are similar to the aforementioned species in that the intercentra form complete disks and are comparably thick. They differ clearly by being much lower and opisthocoelous, with a ball-and-socket articulation between one another. Irrespective of the size, all other capitosaurs differ from *Mastodonsaurus* much more than *Eryosuchus* and the metoposaurs.

There is no proatlas (in contrast to the temnospondyls *Eryops* and *Sclerocephalus*), and both the atlas and axis are much more differentiated than in plesiomorphic genera (fig. 29). The structure of atlas and axis is fairly constant among well-known capitosaurs (*Paracyclotosaurus* WATSON 1958, *Eryosuchus* OCHEV 1972) and metoposaurs (SAWIN 1945). It is clearly correlated with the structure and size of the unusually large occipital condyles in these groups. The axis and third vertebra of *Mastodonsaurus giganteus* are generally similar in structure, differing clearly from both the atlas and all subsequent vertebrae (fig. 29). In both units the intercentra are low and fairly broad, the apophyses closely set and aligned in a vertical line, and the neural arches are fused dorsally to the intercentra. Thus the first three vertebrae also differ from all following ones by the position of the neural arch relative to the intercentrum: they together make up one single ossification, and the neural arches do not alternate with the intercentra such as is typical of rhachitomous and stereospondylous vertebrae.

The trunk vertebrae are basically very similar in size, breadth, and composition (fig. 30); however, their morphology becomes more rudimentary tailwards (fig. 31). The pleurocentra are apparently present throughout the presacral column, and the alternating position of intercentra and neural arches is found at least up to the sacral vertebra. The situation in the tail skeleton, however, needs to be partially reconstructed by inference of data from other capitosaurs. Differences between trunk intercentra affect mainly their height, the structure of the dorsal side, and the size of the unossified region in the vicinity of the supposed chorda rudiment. In addition, on the flanks the position and shape of the parapophysis differ, and ventrally the general relief of the intercentrum changes while approaching tailwards. The neural arches of different trunk regions vary with respect to the length of the transverse process and the structure of the rib articulation (diapophysis), as well as the height and orientation of the processus spinosus. In the middle trunk region (understood here as the largest part of the trunk except the first four and the last three vertebrae) the transverse processes are markedly longer than elsewhere, and the processus spinosi highest and most strongly ossified.

Preservation

The Kupferzell material, as well as isolated finds from other localities in the Untere Graue Mergel, is peculiar in that most intercentra are badly crushed, conspicuously deformed, or both. In general, both intercentra and pleurocentra have a spongious internal structure, which becomes more clearly established during later development and reaches an extreme in the largest known mastodonsaur intercentra (catalogued as 'Riesenexemplar'). There the outer bone increments have suffered conspicuously more damage by compaction than the central parts. The characteristic effect of this compaction is a wrapping of the peripheral bone layers around the more massively ossified, spool-shaped centre. Reconstruction of these largest intercentra needs to rely on rare finds of uncompacted specimens, which were largely made in other localities, notably the Eschenau quarry. In the latter site generally a mode of compaction different to that in Kupferzell is observed (R. Wild, pers. comm.).

The raised anterior margins of the parapophyses are frequently fractured, as they are very delicate and thin-walled structures. In other specimens the parapophyses are flattened and have the appearance of large ears which increase the breadth of the intercentrum as compared to unaffected specimens. Apparently in posterior intercentra, in which the parapophyses are less massive than further anterior, such a flattening occured more frequently.

Contrary to the intercentra, the neural arches are generally rarely found. Their degree of ossification is much lower than that of the intercentra, and their processes and zygapophyses readily go into pieces even in well-preserved specimens. In many cases the zygapophyses are entirely worn off. At least in some of these cases a limited predepositional transport of the bones is probable. There are basically two different modes of preservation among the neural arches at Kupferzell. (1) Complete elements which are dorsoventrally flattened and tend to be rather deformed than crushed, and (2) medially separated arch elements with the transverse process broken, but well-preserved zygapophyses. In order to gain a complete understanding of mastodonsaur neural arch structure, specimens of both preservational types need be considered. The small number of neural arches in the Kupferzell sample allows reconstruction of only three types of neural arches. The articulated presacral column fragment from Gaildorf complementarily permits observation of gradual changes in the morphology of the neural arches.

Terminology for vertebrae

The vertebral segment of *Mastodonsaurus giganteus* has often been figured throughout the literature, although it had not been particularly well studied. The Gaildorf material is not very informative in the present, rather poor state of preparation. The new material, particularly from Kupferzell, allows much deeper insight into the anatomy of each vertebral component, revealing various hitherto unknown structures.

Howie (1970) gave a valuable review of the structure and arrangement of the components in the vertebral segment, to which I shall return in the reconstruction section. The state of knowledge on the vertebral segment now reached by the Kupferzell and Ilshofen material, however, makes a revision and refinement of terminology necessary. Most of these terms will be applicable to other temnospondyl groups, as well.

I should like to add the following terms (see figs. 28, 32, 33):

1. Intercentrum:

- Latera: The smooth and concave flank of the cylindrical intercentrum (which varies in height as viewed from the side).
- Facies pleurocentralis: The facet for the pleurocentrum on the anterior face of the intercentrum.
- Tuber articularis: The attachment site for the neural arch, in most intercentra situated dorsal and posterior to the facies pleurocentri.

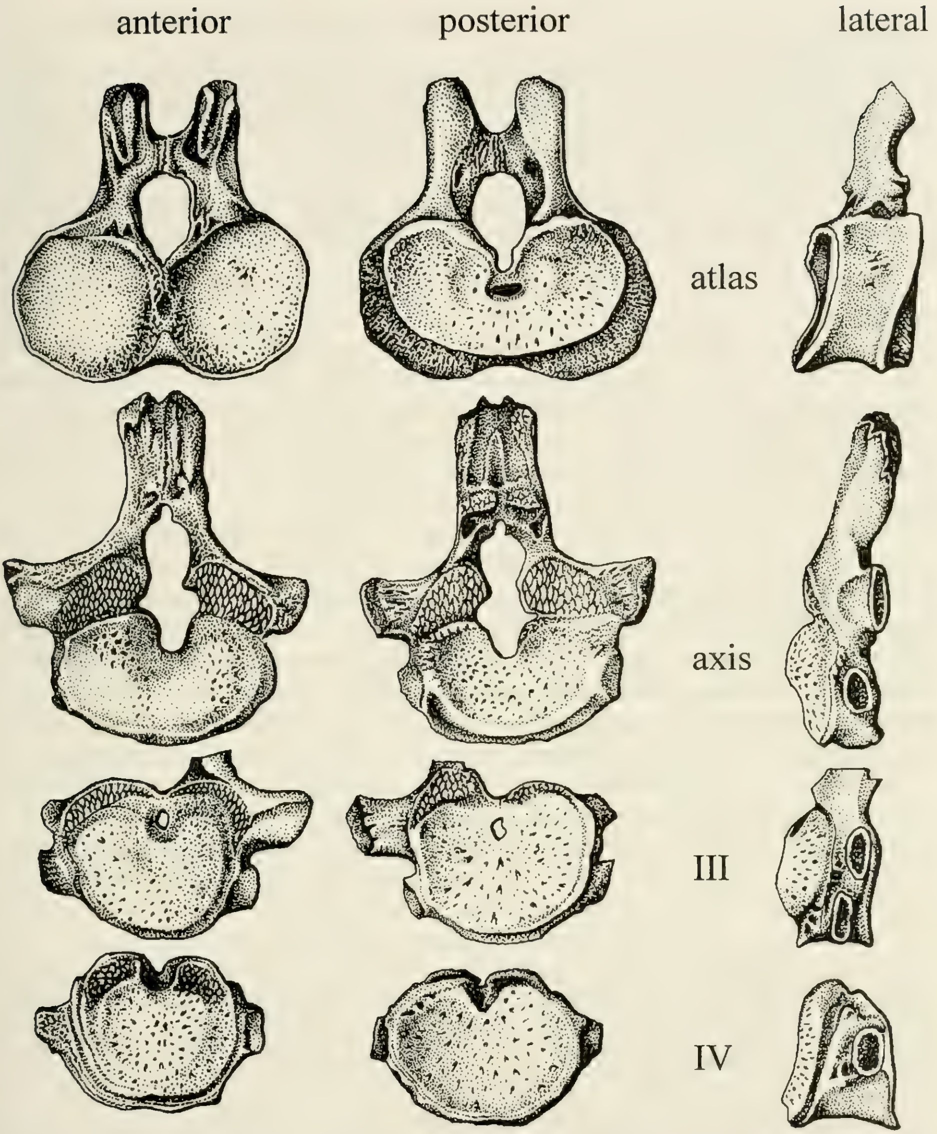


Fig. 29. The first four (or 'cervical') vertebrae of *Mastodonsaurus giganteus* from different perspectives. The shape changes of the intercentrum and spinal process are particularly remarkable. Note that there are no pleurocentra figured (they are present from the axis on), and that in the fourth (IV) vertebra the neural arch was loosely attached to the intercentrum, and therefore is not figured here.

2. Neural arch:
- Arcus vertebri: The arc framing the neural canal, formed by the processus spinosus dorsally and the processus transversi laterally.
- Facies pleurocentralis: The articulation facet for the pleurocentrum, situated entirely on the posterior side of the processus transversus and facing posteromedially.

- Facies intercentralis: The facet for the attachment to the tuber articularis of the intercentrum.
- Sulcus medialis: The unpaired and medial countersunk area on the anterior and posterior sides of the neural arch, where the countersided elements are fused, the term being applicable to both front and back side.

3. Pleurocentrum:

- Sulcus anterior: The markedly curved and laterally narrowing groove on the anterior facet of the pleurocentrum, which articulates with the neural arch.

The atlas

The atlas of *Mastodonsaurus* was identified and described by PLIENINGER (1844) and later again mentioned and figured by FRAAS (1889). Further, both PLIENINGER (cit.) and HUENE (1922) briefly described the element on the basis of the rather poor Gaildorf material. The most conspicuous feature mentioned by these early authors is the bilobed anterior surface, forming the articulation facets for the giant occipital condyles.

Capitosaur atlantes have been long known as elaborate structures which differ markedly from those of plesiomorphic genera such as *Eryops* (MOULTON 1974), *Sclerocephalus* (BOY 1988), *Platyoposaurus* (KONZHUKOVA 1955), and even *Lydekkerina* (BROILI & SCHROEDER 1937a). In these genera, the atlas has a minute neural arch which is dorsally slender and pointed and the intercentrum is not larger than those of the following vertebrae. The atlanto-occipital articulation facet may be single as in *Eryops megacephalus* (pers. exam.) or bilobed such as in *Platyoposaurus stuckenbergi* (KONZHUKOVA 1955: fig. 16), but it is throughout strongly concave.

The atlas of *Mastodonsaurus* is typical capitosaurid in being clearly larger and especially wider than the axis and all subsequent vertebrae (fig. 29). It lacks a parapophysis, and the neural arch has no transverse process and consequently lacks a diapophysis (see HUENE 1922: 401), and finally also has no postzygapophyses. As compared to all subsequent intercentra, that of the atlas is the most completely ossified, meaning that it practically forms a complete cylinder, which anteriorly widens to give two completely rounded and separated facets. Throughout the known developmental stages, it forms a dorsally completed cylinder with a smooth, equally broad latera vertebrae that is only interrupted by the small articulation facets for the tiny neural arch. The posterior side is strongly concave, forming a single, transversely elongated oval.

The neural arch elements are low, orientated straight vertically, and tightly fit onto the otherwise smooth dorsal surface of the atlantal intercentrum. They are often found in isolation and may not readily appear as elements of the axial skeleton, therefore fewer specimens are available than of atlantal intercentra. In *Mastodonsaurus* (HUENE 1922) they are much stouter than in other temnospondyls, and their dorsal ends are broadened with and covered by marked crests suggesting fleshy muscular origins. The general structure of each element is tetrahedral, with a rather small facies intercentralis but a broad, rectangular attachment face for the countersided element. There is no proper arch present, as the elements fail to meet dorsally where they are only very rudimentarily ossified leaving unfinished posteromedial surfaces. In sum, the neural arch of the atlas consists of rudiments of the transverse process (namely only its medialmost portion which attaches to the intercentrum) and a dorsomedially low, unfinished spinal process.

The axis

The axis is smaller than the atlas and in most aspects resembles the structure of the subsequent trunk vertebrae. It consists of a relatively low intercentrum and a straight vertical, complete neural arch which is broadly fused to the intercentrum. In *Mastodonsaurus* the axis is nevertheless a peculiar and diagnostic element, which differs in several aspects from axes of other temnospondyls (fig. 29). First it is specialised in having a convex anterior surface. Second the latera is distinctly narrower than in all subsequent intercentra. Third the intercentrum is much lower than those of most other trunk vertebrae, and consequently the chordal canal is dorsally open. HUENE (1922) interpreted the low height of the axial intercentrum as a result of deformation in the single specimen he examined, but the Kupferzell material demonstrates that indeed it is much lower than the succeeding ones.

There are definitely paired pleurocentra posterior to the axis, as they are found attached to large facies pleurocentrales on the posterior side of the axial neural arch. Anterior pleurocentra, belonging to the atlas, were not found, but cannot be ruled out from the depressions on the dorsolateral parts of the anterior face of the axial intercentrum which are suggestive of this.

The shape of the convexity of the anterior face is transversely oval, with the paired apices sitting lateral to the well-established chorda incisure. The surface of the anterior side is covered by numerous very large pores and minor depressions. The posterior face is markedly concave, very much like that of the atlantal intercentrum. The latera of the axial intercentrum is smooth, except for the parapophysis which it bears about in the ventral third of its height. The parapophyseal facet is round to slightly vertically oval, and relatively close to the diapophysis. The transverse process is short, and the diapophyseal facet is a vertically elongate oval.

The neural arch is of nearly the same height as subsequent arches but according to the articulated finds it sits straight vertically on top of the intercentrum. Rather weak pre- and postzygapophyses are present.

Third intercentrum

In the third vertebra the neural arch is more clearly separate from the intercentrum and is less firmly attached to it than in the axis. The intercentrum is much higher than that of the axis, attaining a nearly circular transverse area (fig. 29). There is a marked vertical slit-like chorda foramen in the upper third of the bone. The anterior surface of the intercentrum is very markedly convex, with the unpaired apex situated ventral to the centre of the element. The most elevated region of this convexity is heart-shaped. The facies pleurocentralis is large and strongly curved dorsoventrally.

The dorsal fusion of the intercentrum above the chorda canal is only very faint, leaving a larger area especially posterior to the chorda foramen unossified. Ventrally the latera of the intercentrum is broad and has a prominent relief. There is a medial, sagittal groove and marked, paired lateral depressions. The convex anterior surface of the bone excels the ventral margin by far. Contrary, the posterior side is clearly concave such as in the axis.

The rib articulation facets are closely set, but farther apart than in the axis. In addition, the geometry of their articulation facets differs. They are long-oval, the diapophysis being larger than the parapophysis.

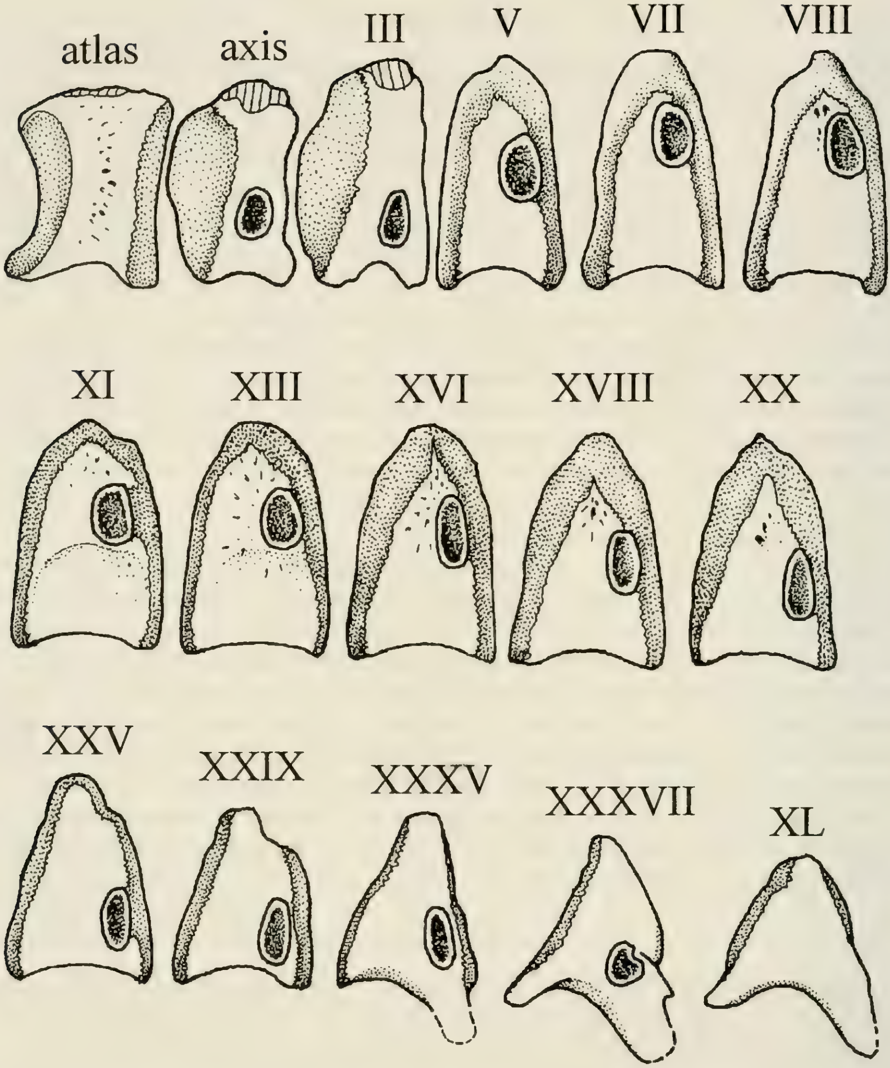


Fig. 30. Selected intercentra of medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus* in lateral view. The relative position and morphology of the parapophysis, the height, and the shape of the latera are features according to which the relative sequence of intercentra and ribs within the vertebral column can be approximated.

Anterior thoracal intercentra

The following suite of features characterizes the typical thoracal intercentrum in *Mastodonsaurus giganteus*: (1) it is a nearly complete disk with slightly concave anterior and posterior surfaces (hence very weakly amphicoelus), (2) the latera of the disk is throughout very markedly concave and smooth, ending at the margins of the distinctly flattened top of the disk, (3) this top is roughened and has an irregular relief, which is roughly concave dorsally, bearing the facies pleurocentralis anteriorly and the tuber articularis posteriorly, (4) the parapophysis rises from variable positions within the latera, this position depending on that of the vertebra in the column, and (5) near the top there is a well-established foramen for the chorda rudiment, which is to a variable degree emplaced on a small convexity, dorsal to the concave centre of the disk (figs. 28, 30, 31). The parapophysis is often extended posteriorly to expand onto the posterior rim of the latera, and the distal length of the parapophysis varies also with respect to the position of the vertebra.

Further characteristics are as follows: paired facies pleurocentrales are found throughout lateral to the chorda foramen, matching well the size, orientation, and shape of the pleurocentra attached to them. The intercentra of the first vertebrae are readily recognised by their relative size, the great thickness of their dorsal part, and most importantly the relative position of the parapophysis. Unlike in all other capitosaurs, mastodonsaur intercentra generally constitute almost complete disks in transverse view. This is what was formerly concieved the stereospondylous condition (Watson 1919; Bystrow & Efremov 1940; Romer 1947, 1966), but its convergent acquisition in the Metoposauridae demonstrates that this term is problematic. The mastodonsaur intercentrum originates by a complete fusion of the typical, crescent-shaped centrum of other capitosaurs. *Heptasaurus* and *Eryosuchus* exemplify this, having slightly less massive intercentra than *M. giganteus*; the former might be interpreted as a phylogenetical morphocline towards the condition of the latter. The resulting shape is very characteristic, and definitely diagnostic for the genus *Mastodonsaurus*: a dorsally slightly narrowing disk, weakly amphicoelous, with high reaching, concave lateral flanks that reach dorsally well beyond the parapophysis.

The anteriormost intercentra are peculiar in being transversely broader than all subsequent intercentra. This is especially obvious in the ventral part of the centrum, which tends to be laterally constricted in elements of further posterior positions. The pleurocentral grooves are oriented almost horizontally, whereas further posteriorly they curve more clearly in ventral direction.

Posterior thoracal intercentra

The intercentra of the posterior trunk region are characterised by a gradually increasing size and dorsal widening of the chorda foramen, a narrowing of the ventral face of the latera, and an overall decrease in extent of ossification (figs. 30, 31). The latera vertebrae successively fails to fuse dorsally, which starts anteriorly, and in XXVII finally arrives at a dorsally open intercentrum. Concomitantly the tubera articulares of the neural arch become thinner and finally disappear, indicating looser attachment of the transverse processes to the intercentrum. The parapophysis of all these intercentra is clearly longer and migrates ventrally towards the sacrum. The shape and size of the diapophysis and parapophysis become very similar caudally, which results in the characteristic morphology of the head region in the corresponding ribs. The transverse processes also greatly decrease in length in the posteriormost presacral column.

Sacral intercentrum

Irrespective of the developmental stage, the sacral intercentrum of *Mastodonsaurus* is typically dorsally open, with a broad and deep reaching chorda incisure. The pleurocentral facets at the posterior side form the most elevated regions of this ele-

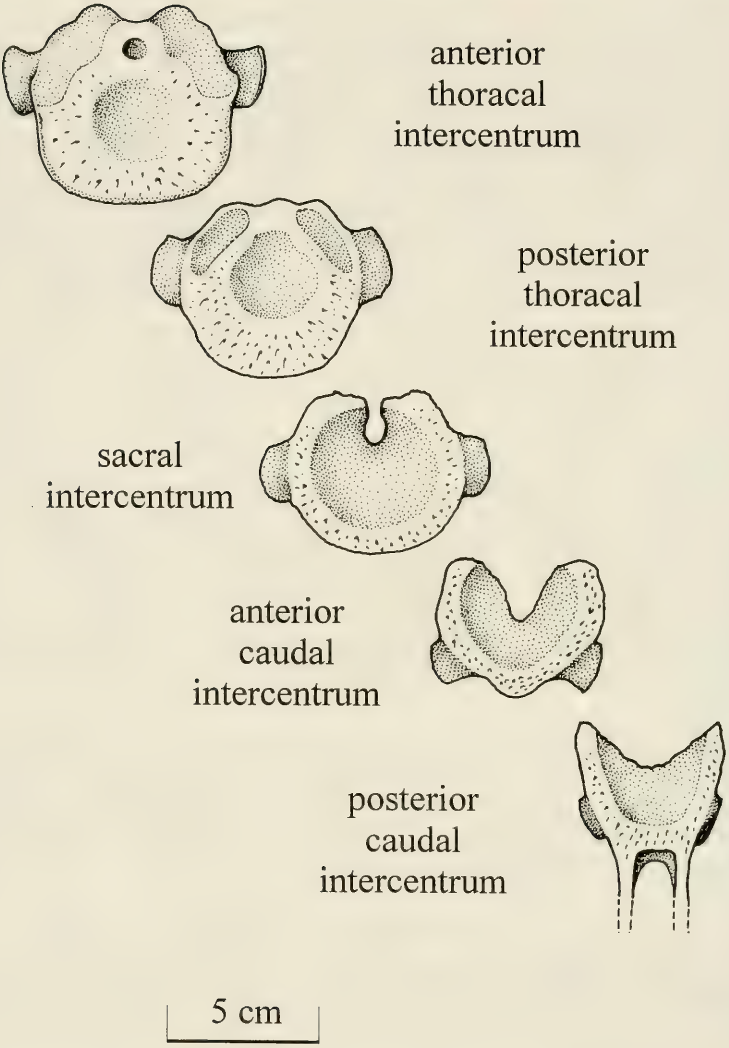

anterior
thoracal
intercentrum
posterior
thoracal
intercentrum
sacral
intercentrum
anterior
caudal
intercentrum
posterior
caudal
intercentrum
5 cm

Fig. 31. Selected intercentra of the trunk and tail in *Mastodonsaurus giganteus* from an anterior perspective. The anterior intercentra are high and form complete disks; the position of the chorda is indicated by a marked depression. Backwards, the intercentra become ever more rudimentary in morphology, resembling typical intercentra of other stereospondyls. Note that the size of the pleurocentral facets, the degree of concavity, the position of the parapophysis, and the size of the chorda incisure change gradually along this cline. The posterior caudals possess well-developed haemal arches, whose length is uncertain.

ment. Anteriorly the chordal incisure of the intercentrum is much wider. The sacral intercentrum is distinctly lower than that of the foregoing vertebrae. In addition the parapophysis is relatively smaller than that of most trunk intercentra, and the ventral flank of the element is narrower than in other vertebrae.

Anterior caudal intercentra

The first four postsacral vertebrae differ only slightly from the sacral intercentrum. They are lower and more incomplete dorsally, leaving a wide chorda incisure (figs. 30, 31). The parapophysis is situated very low, their lower margin being at one level with the ventral rim of the element. They bear an elongated, long-oval to triangular facet, which is markedly directed posterolaterally. The capitulum must have abutted at an angle of 45° towards the sagittal axis.

The outline of these intercentra in lateral view is triangular with a markedly concave ventral rim, that of the dorsal view horizontally rectangular. Anterior and posterior aspects are basically similar. Pores are aligned concentrically in several narrow zones of reduced ossification. The amount of cartilage cover was larger than in trunk intercentra, as indicated by the clearly more roughened surfaces. The dorsal side, which entirely forms the border of the large incisura chordalis, is covered by numerous tubercles which are typical of cartilage-bone interfaces. In none of these vertebrae is there a facet for the neural arch. In the transverse plane the intercentrum differs from that of trunk vertebrae in being narrower and ventrally pointed.

Intermediate caudal intercentra

By the fifth caudal well-established haemal arches are present. The intercentra become successively crescent-shaped, generally resembling the structure in the capitosaur ground-plan (e.g. such as in *Eryops*, see MOULTON 1974). The extent of ossification is much smaller than in the anterior caudal intercentra. At the same time, the surface structure differs in that transversely elongate grooves and short channels dominate over pores. The haemal arches instead are weakly ossified and smooth; in most cases their ventralmost portions lacking.

The lateral flanks of the intercentra are much lower than in the anterior caudals, and the position of the parapophysis is more ventral, at the posteroventral edge of the bone. The facet is vertically oval and borne in part by the haemal arch. The direction of the articulation is unclear because of the strong preservational bias. The haemal arch is long and directed slightly posteroventrally. Parapophyses are apparently present at least up to the seventh or eighth caudal vertebra.

Posterior caudal intercentra

The identification and proper assignment of the posteriormost caudals is difficult for two reasons. The first is the occurrence of the small capitosaurid *Kupferzellia* (SCHOCH 1997a) at the same locality, and that to date only the cranial anatomy of this species is known. The second problem is that posteriormost caudals of capitosaurs might be generally very similar even among distantly related genera. This is suggested by the great general resemblance of capitosaur intercentra throughout the Triassic worldwide (HOWIE 1970; OCHEV 1972; WARREN & SNELL 1991).

The presence of haemal arches is the only criterion by which the position is unambiguously clarified. Imperfect ossification, as frequently observed among these finds, may be a feature related to the posterior position or alternatively the small size of the vertebra, and thus cannot be decisive. In conclusion, the presence of mastodonsaur posteriormost caudal intercentra is very probable and suggested by the stout appearance and imperfect morphology of these vertebrae, although a belonging to a smaller capitosaurid genus cannot be ruled out.

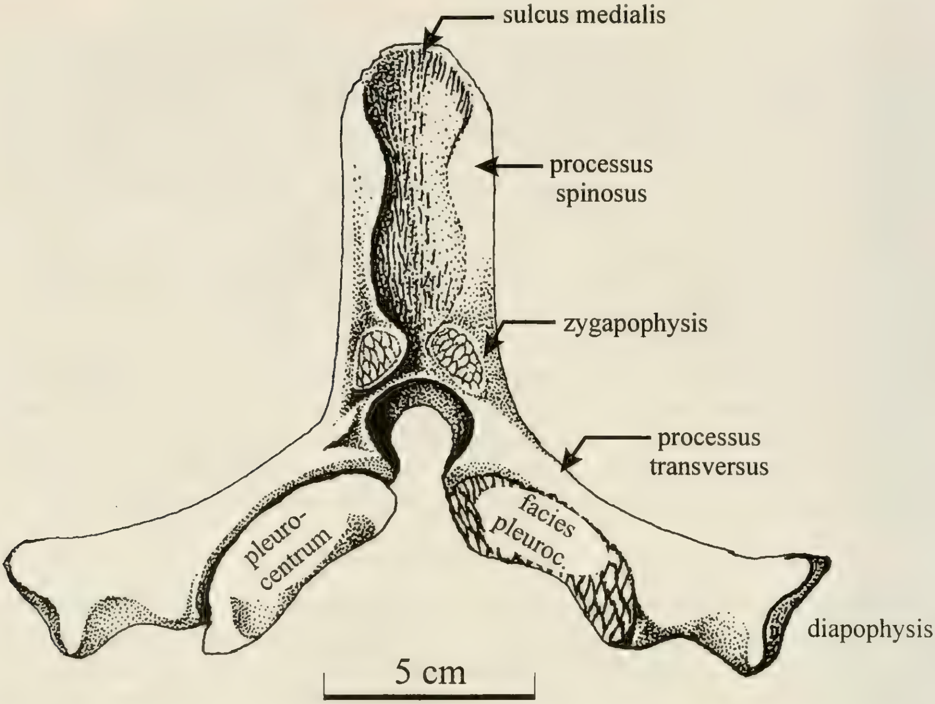


Fig. 32. The neural arch in a medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus* in posterior view. The transverse process and the morphology of the facies pleurocentralis are subject to high variation, but the height of the spinal process is usually constant within the axial skeleton of the trunk. On the left side the pleurocentrum is figured in articulation.

Neural arches

In contrast to the long bones and intercentra, the neural arches of *Mastodonsaurus* are weakly ossified and only very rarely well preserved in the Untere Graue Mergel horizon. Much more information, both about their anatomy and articulation, is gathered from Gaildorf specimens housed in the collections at Stuttgart and Tübingen. In addition, there are a few disarticulated, but very well-preserved and almost undistorted remains of very large neural arches from Kupferzell.

MEYER & PLIENINGER (1844) and FRAAS (1889) briefly described and figured neural arch fragments from Gaildorf. A comparison of these elements with data on other basal tetrapods, however, was not carried out. WEPFER (1923) described poorly preserved neural arches of *Heptasaurus* from the Upper Buntsandstein locality Kappel, and KONZHUKOVA (1955) described and figured a fairly complete neural arch of *Mastodonsaurus torvus* from Bashkortostan (see also SHISHKIN et al. 1995). Both agree largely with the Gaildorf and Kupferzell material, which shall be described in detail below.

The neural arches appear to be morphologically rather similar throughout the presacral column (figs. 32, 33, 50). Their appearance first strikes by the low and strongly posteriorly inclined processus spinosi. Each side of an arch pair consists of (1) the low and posterodorsally directed processus spinosus, (2) the large and bowl-shaped prezygapophysis, (3) the small and weakly developed postzygapophysis, and (4) the processus transversus which carries the diapophysis and comprises the most extended and massive, yet variable portion of the neural arch.

The processus spinosus is inclined at an angle of 30° towards the horizontal plane of the zygapophyses. It differs in size with respect to the position in the vertebral column. It appears from isolated finds that neural arches with the largest transverse processes also have the highest and most massive spinal processes. As I shall argue, this probably means that the neural arches were highest in the middle trunk region, and that their height decreased towards the tail less rapidly than towards the head. The sulcus medialis is present throughout the presacral column, but more clearly developed in less massive neural arches. This suggests that the sulcus medialis is principally only an artifact of the generally poor ossification, and the failure of the processes to completely fuse in the midline.

The prezygapophysis forms a laterally broadening bowl whose floor inclines anteriorly. It is comparatively long, almost reaching the length of the base of the processus spinosus. The prezygapophysis rises from the anterior contact zone between the processus transversus and spinosus. Its articulation facet has a long-oval outline and a laterally elevated margin. The floor of the facet is roughened, and continues posteromedially by bending into the oblique plane of the processus spinosus. There might have been an almost continuous cartilage cover from the prezygapophysis along the entire anteriomedial surface of the processus spinosus.

In contrast to the latter, the postzygapophysis is rather small and only faintly grows out of the oblique plane of the processus spinosus. The surface of its facet is only 2/3 the size of the prezygapophysis. This has a shape of an anteriorly constricted oval, and its margins are throughout not elevated above the level of the flat articular surface. The facet inclines anteriorly to the same angle as the prezygapophysis, by which a tight and complete fitting of the articular surfaces is accomplished. This does, however, not preclude a limited lateral movement of two subsequent neural arches.

Finally the processus transversus is the largest and most complicated component of the neural arch. It has a broad and very well-ossified base that is fused broadly to the processus spinosus. In anterior view the processus spinosi and pr. transversi of both sides unite to form the solid arcus. The latter becomes higher but not broader posterodorsally, so that its moderately flattened roof lies in the oblique plane of the prae- and postzygapophyses. The arcus is ventrally constricted by medial projections of the processus transversus; the surface of these paired projections is roughened. There the neural arch attaches to the dorsal bosses of the intercentrum (facies intercentralis). Posterior to this, the posteroventral side of the processus transversus tightly attaches to the pleurocentrum, leaving a well-defined facet for this element (facies pleurocentralis).

The neural arches of vertebrae III through XXVIII are of similar structure, but differ especially in the length of the transverse processes, the morphology of the diapophyseal facet, and the expression of the zygapophyses. In section 4 the morphological differences of the neural arches in the different trunk regions are discussed.

Pleurocentra

The pleurocentra are small, imperfectly ossified and widely separated elements (fig. 32, 33). They were first recorded among the Capitosauroidea by Howie (1970)

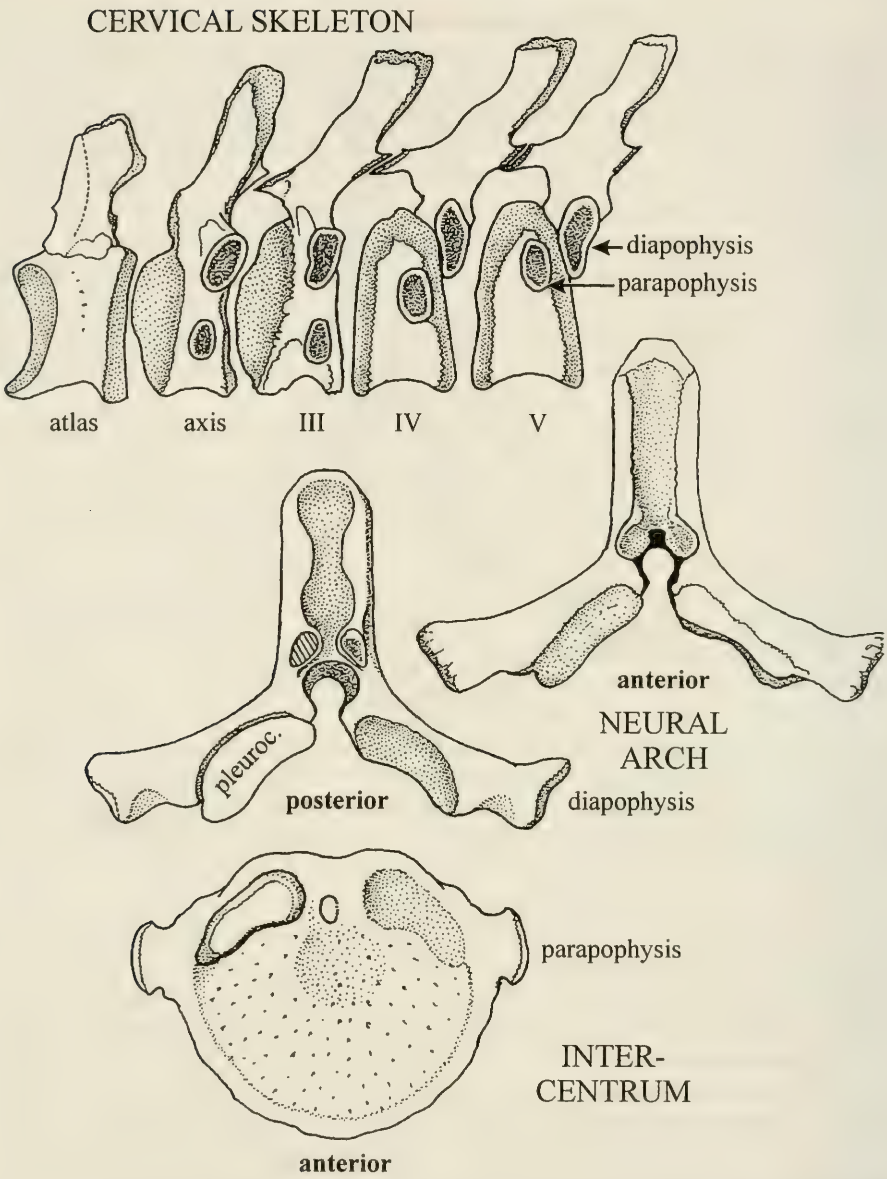

CERVICAL SKELETON
diapophysis
parapophysis
atlas
axis
III
IV
V
anterior
NEURAL ARCH
pleuroc.
posterior
diapophysis
parapophysis
INTER-CENTRUM
anterior

Fig. 33. The spatial relations between intercentrum, pleurocentrum, and neural arch in *Mastodonsaurus giganteus*, and a reconstruction of the cervical portion in the axial skeleton. See section 4 on the lines of evidence for these reconstructions.

in the East African *Parotosuchus pronus*, and subsequently found by Ochev (1972) in *Eryosuchus tverdochlebovi* from the Southern Urals. Dutuit (1976) found true pleurocentra in the metoposaurid *Metoposaurus ouazzoui*.

The plesiomorphic, "true rhachitomous" pleurocentra of *Eryops* (Moulton 1974), *Sclerocephalus* (pers. exam.), *Archegosaurus* (Meyer 1858), and *Platyoposaurus* (Konzhukova 1955) generally agree among another in the following features:

they are relatively large quarter circles, sometimes fused dorsally, and form a dorsal mirror-image of the low, crescent-shaped intercentrum. Consequently, the intervertebral borders run obliquely between pleurocentrum (vertebra A) and intercentrum (vertebra B). The architecture in capitosaurs is not much different: yet, the intervertebral boundaries run largely subvertically between the large intercentra, but dorsally they bend into the oblique plane typical of the "rhachitomous" vertebrae.

The pleurocentra of *Parotosuchus pronus* instead are throughout very similar to those of *Mastodonsaurus giganteus.* They are attached to the posteroventral side of the processus transversi and near the posterodorsal surface of the intercentrum without actually attaching to it. There is no contact between a pleurocentrum of vertebra A and the intercentrum of vertebra B as has been sometimes suggested. Intercentrum, neural arch, and pleurocentrum (right sequence !) of each vertebra form a closed unit, whose only ossified contacts to other vertebrae are established by means of the zygapophyses. This was clarified by HOWIE (1970), but the "stereospondylous" condition of capitosaurs is still largely cited in the traditional restoration which based on an erroneous interpretation of *Mastodonsaurus giganteus* (e.g. CARROLL 1988).

The pleurocentra become more massive and differentiated with increasing size in *Mastodonsaurus.* The shape of the posterior trunk pleurocentra is stouter; they are shorter (matching the shortness of the transverse processes) and deeper. The three-dimensional shape of these elements is, however, uncertain as all finds from this region are seriously affected by compaction.

Trunk ribs

Numerous ribs were found associated with disarticulated or partially articulated specimens during the Kupferzell excavation. In addition there is a large sample of isolated ribs, many of which are well-preserved and fairly complete, from the same and similar localities of the same horizon (H. HAGDORN, pers. comm.). The Gaildorf material has not produced many valuable costal remains. The best-preserved ribs among the material found before the Kupferzell excavation came from the Muschelkalk-Keuper Grenzbonebed, housed at Stuttgart and Tübingen.

MEYER & PLIENINGER (1844), FRAAS (1889) and HUENE (1922) described and figured largely fragmentary rib material, and also pointed out the conspicuous polymorphism of mastodonsaur ribs. However, the assignment of a certain rib type to a vertebral position within the column remained entirely obscure, and none of the authors seems to have been aware of the extent of rib polymorphism, which is by itself a most characteristic feature of *Mastodonsaurus* as compared to many other temnospondyls.

Among the 27–29 presacral vertebrae, there are at least twenty different rib shapes (figs. 34–37), and in most cases the relative position in the trunk can be ascertained relatively precisely for these ribs (see reconstruction). This is possible because of the limited individual variation and the minor ontogenetic changes in rib morphology, as exemplified by various similar ribs of very different size. The costal apparatus of *Mastodonsaurus* was more elaborate than that of *Eryops* or *Sclerocephalus*, and certainly excells the morphological diversity found usually among capitosaurs. *Eryosuchus* is, judging from OCHEV's (1972) reconstruction, the most similar taxon in this respect. The sequence of rib types treated below follows the results of the reconstruction as discussed in section 4. The distinction of rib types is made according to (1) morphology of the head region, (2) presence and expression of proximal and distal uncinate processes, (3) length, (4) relative position of bending point, and (5) morphology of the distal end. There is a fewer number of designated types than morphologies found, because some morphologies appear to have been subject to continuous variation; this concerns particularly the anterior and intermediate thoracal costae.

The following rib terminology is suggested (fig. 34):

- Caput tubercularis: The process bearing the tuberculum,
- Tuberculum: Only the facet for the articulation with the diapophysis,
- Caput capitularis: The process bearing the capitulum,
- Capitulum: The facet for the articulation with the parapophysis,
- Stylus costae: The shaft of the rib,
- Incisura capitis: The region that separates the two heads,
- Crista tubercularis and crista capitularis: They run on the proximal-dorsal side of the rib heads,
- Processus uncinatus proximalis: A crest or irregular outgrowth on the posterior flank of the dorsal rib face, proximal to the bending point of the stylus,
- Processus uncinatus distalis: Same as before, but distal to the bending point.

Rib type A

This rib type is moderately long, markedly bent at about midlength, and has only slightly broadened proximal and distal ends (fig. 34, below). Capitulum and tuberculum are closely set, both almost round, and of nearly similar size. There are clearly two proximal heads which are separated by a well-established incisura capitis. The shafts of the capitular and tubercular heads converge distally at about one third of the rib's length, proximally being divided by a furrow on the ventral side. The dorsal side of the rib is largely smooth, with a tenuous crest rising from the caput tuberculi. This is highest at about the point where the shafts of the proximal heads meet, and continuously decreases towards the bending point of the costa; following the before mentioned criteria, this is (serially) homologous to the processus uncinatus proximalis (UPP). The geometry of capitulum and tuberculum is similar, both are oval to round, and the former is only slightly larger than the latter. Finally the distal end is moderatley wide, with an dorsoventrally compressed cross-sectional area.

Rib type B

This type is longer than A, and its most diagnostic feature is the broadened stylus immediately distal to the head region (fig. 34, below). There are well-defined capitular and tubercular crests, which unite relatively further distal than in type A. A definite proximal uncinate rises close to the bending point of the shaft, being inforced by a medial column which converges with the long axis of the proximal portion of the rib at an angle of 30°. The size and morphology of a distal uncinate process (UDP) is uncertain, but apparently was much elongate and blade-like, unlike the rather small proximal process. The tuberculum is much longer than the capitulum, and dorsally widens markedly. In cross-section, the rib attains the shape of a comma, which is a rather typical feature of large capitosaurs (Howie 1970). In addition, the

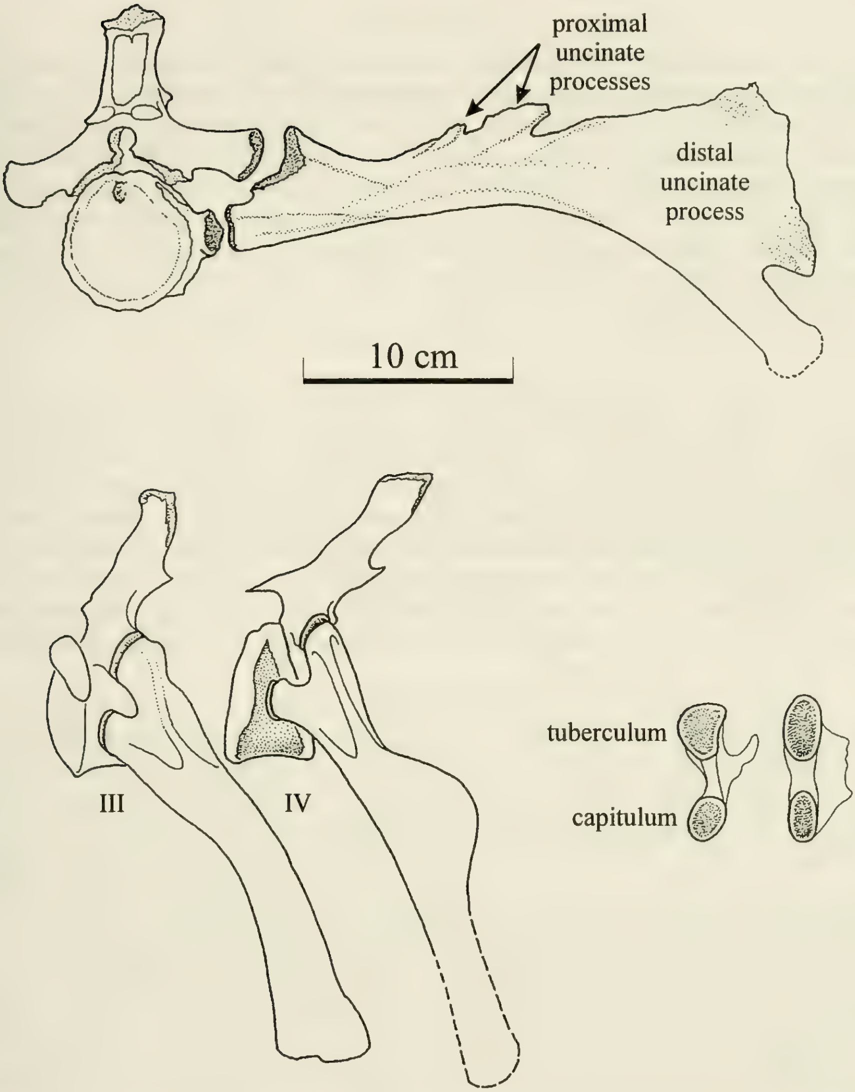


Fig. 34. The morphology and articulation of ribs in medium-sized specimens of *Mastodonsaurus giganteus*. Above, anterior trunk rib with associated intercentrum and neural arch. The rib is well bent in the distal part and bears two or more uncinate processes. One of these, the distal uncinate, may form an extensive blade. Below, third and fourth intercentra with probably matching ribs, types A and B as descibed in the text. Right, the two rib heads in rib types A (left) and B (right).

centre of the proximal portion, about at the level where the tubercular and capitular crests unite, is the most elevated part of the rib. The distal portion shallows continuously, but the stylus does not loose its blade-like appearance up to the end. In posterior view the rib is curved in sigmoid fashion and bears a proximally widened plate between the proximal uncinate process and the tuberculum, which has several prominent muscle scar fields.

Rib type C

This is the most complicated among the thoracal costae. It basically is of the same design as the aforementioned, especially in the morphology of the caput region, the overall curvature, and the course and point of convergence of the capitular and tubercular crests. It differs in being more stout proximally in having a larger UDP with stepped margin, and in the longer distal stylus. The bending point is generally not as pronounced as that of all subsequent rib types, and the head region is lacks the differentiation into an elongated tuberculum and a short capitulum, which corresponds with a distally elongated transverse process.

Rib type D

This is a characteristic rib type with a fairly general design that may be found among many large actinodontid-grade and capitosaur temnospondyls (FRAAS 1889; MOULTON 1974; KONZHUKOVA 1955; LEHMAN 1955). There are two very pronounced and well separated uncinate processes (fig. 35). The capitulum is longitudinally oval and slender, the tuberculum wider and larger, and the two are separated by a strongly asymmetrical incisura capitis, which tapers towards the tuberculum in side view, and actually forms a continuous articulation facet for the ventral rim of the transverse process. Thus, not only the tuberculum itself but also the incisura capitis forms the tubercular joint, and the corresponding transverse process bears a ventral facet additional to the diapophysis.

The rib is not curved in the transverse plane, but almost flat. Dorsally clear-cut tubercular and capitular crests are borne which have a more marginal position as compared to the aforementioned rib types. There is a third and more stout crest in between, which does, however, not reach the caput region proper. The main crests unite at about the level of the proximal uncinate process, which is smaller and better defined than in the other ribs. It is medially thickened and has a pointed end. Distal to their point of unification the crests form a higher and wider keel, which finally opens to give a rapidly sloping and flattened surface, which entirely merges into the distal uncinate process. The latter forms a prominent, but throughout thin blade with well rounded, convex posterior margin. The rib is longer than the previously described ones, and the stylus broadens in the distalmost part, where still an anterior columnar portion and a posterior blade-like portion can be distinguished in cross-section. The anterior rim of the rib is rather shallow proximally and distally, but bends into a more vertical plane in the middle, where it bears muscle scars.

Rib type E

The principal architecture is similar to that of rib type D (fig. 35). The differences are (1) the longer and slenderer proximal portion (especially proximal to the proximal uncinate process), which suggests a widening of the trunk region, and (2) a more clearly established differentiation of tuberculum and capitulum. The crests are shorter and shallower, and the distalmost portion of the stylus is slightly shorter. Consequently, the bending point is farther outside than in the aforementioned ribs, but the distal portion does not reach as deep as in more anterior rib types.

Rib type F

It differs from the forerunners in (1) the larger and further distally situated UDP, (2) the clearer differentiation of capitulum and tuberculum, suggesting a distally elongate transverse process, and (3) a stronger bending of the stylus in general (fig. 35). The tuberculum is trilobed, distally orientated in an oblique, proximally almost horizontal plane (where it articulates with the ventral part of the transverse process), whereas the capitulum is longitudinally oval. The degree of curvature in the horizontal plane is larger than in the aforementioned ribs, and it differs from that of the first trunk ribs by not being sigmoidal, but simply convex with the apex at about midlength. Both uncinate processes are larger, and the distal portion of the UDP parallels the course of the stylus. Eventually there may be a thin crest proximal to the UPP.

Rib type G

In this rib type the degree of bending has reached a maximum, and the position of the UDP is much further distal, nearing the distal end of the element (fig. 35). This rib is of the same length as the last mentioned, but lacks definite crests on the proximal end. Instead, there runs a well-defined groove which rises at the incisura capitis and disappears proximal to the UPP. The UDP is shallower than in F, and its posterodorsal margin is convex; there is no pointed distal end.

Rib type H

This rib bears only a tiny distal uncinate process, which rises from the otherwise completely rod-like shaft (fig. 36). The diameter of the shaft is similar for more than 2/3 of the element, but proximally changes continually to give a much elongated tubercular facet. The main differences to G are the lesser degree of curvature and the greater length of the tuberculum.

A medial crest runs from the dorsal edge of the capitulum distally, but terminates before the long axes of the two proximal heads meet. The proximal portion of the dorsal surface again is covered by numerous ridges and striations. On the contrary, the ventral side is smooth, but bears a central groove that originates from the separation of the two proximal heads and finally converges into a more distal crest that runs along the main axis of the shaft up to the distal end. The latter is tripartite and has a median, raised area. There are many intermediate morphologies conceivable between ribs G and H, although the similar length of the ribs and the comparable position of the centre of the distal uncinate process suggests that they were rather close to one another.

Rib type I

This element has a more slender and shorter shaft and a faintly developed uncinate shelf over more than half of its length (fig. 36). The tuberculum more clearly rises from the main axis, but the facet is slightly shorter than in the latter rib types. The dorsal surface of the proximal portion is largely smooth with only a few tiny and very faint ridges. Instead of an uncinate process there is a continuous shelf; this cannot be subdivided into a proximal and a distal portion such as in the more anterior ribs.

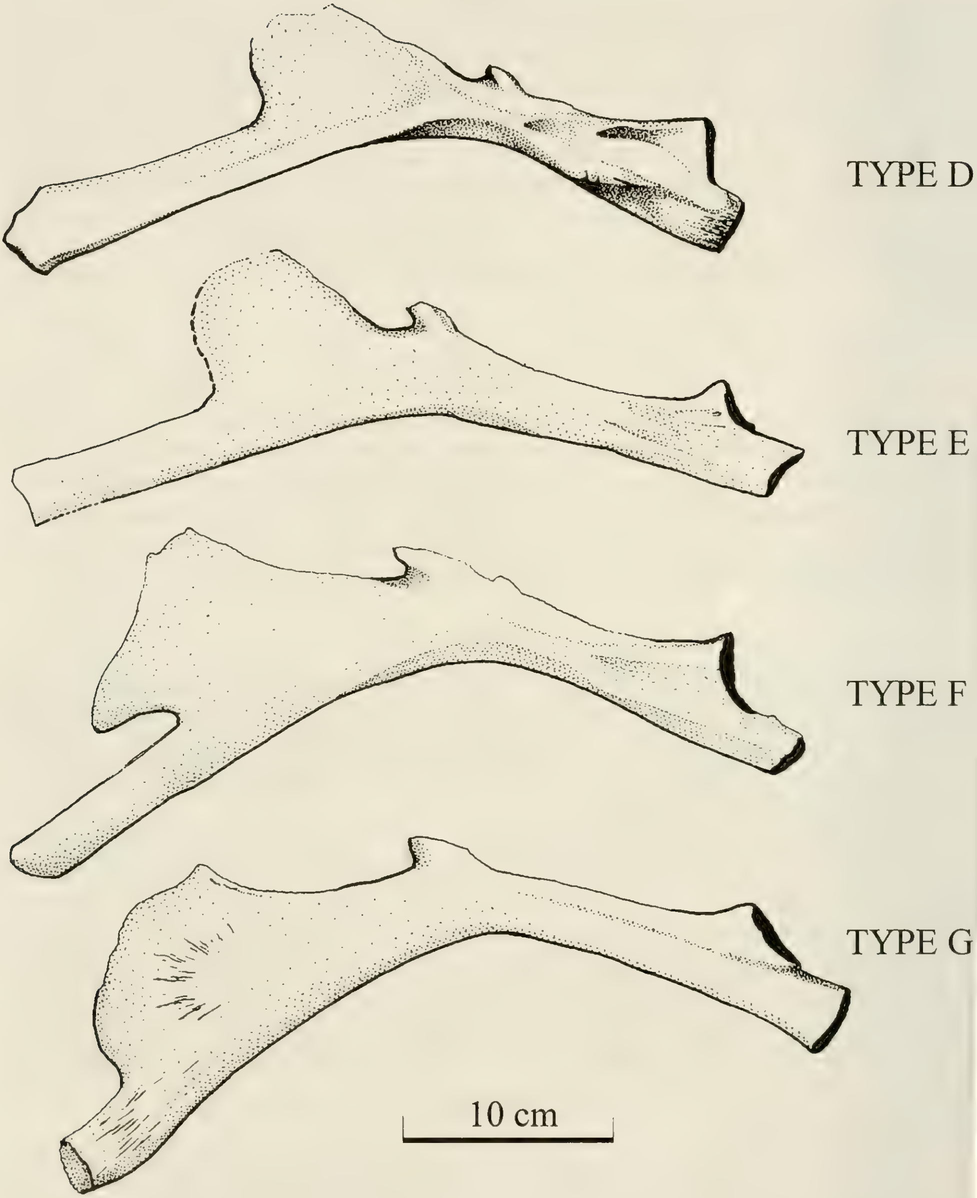


Fig. 35. The morphology of four anterior thoracal rib types in a medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus*. Remarkably, the distal uncinate process migrates distally with increasing distance to the atlas. Also, the distance between proximal and distal uncinates becomes larger. The dorsal rib head, or tuberculum, becomes shorter to accommodate a larger transverse process in the middle of the trunk.

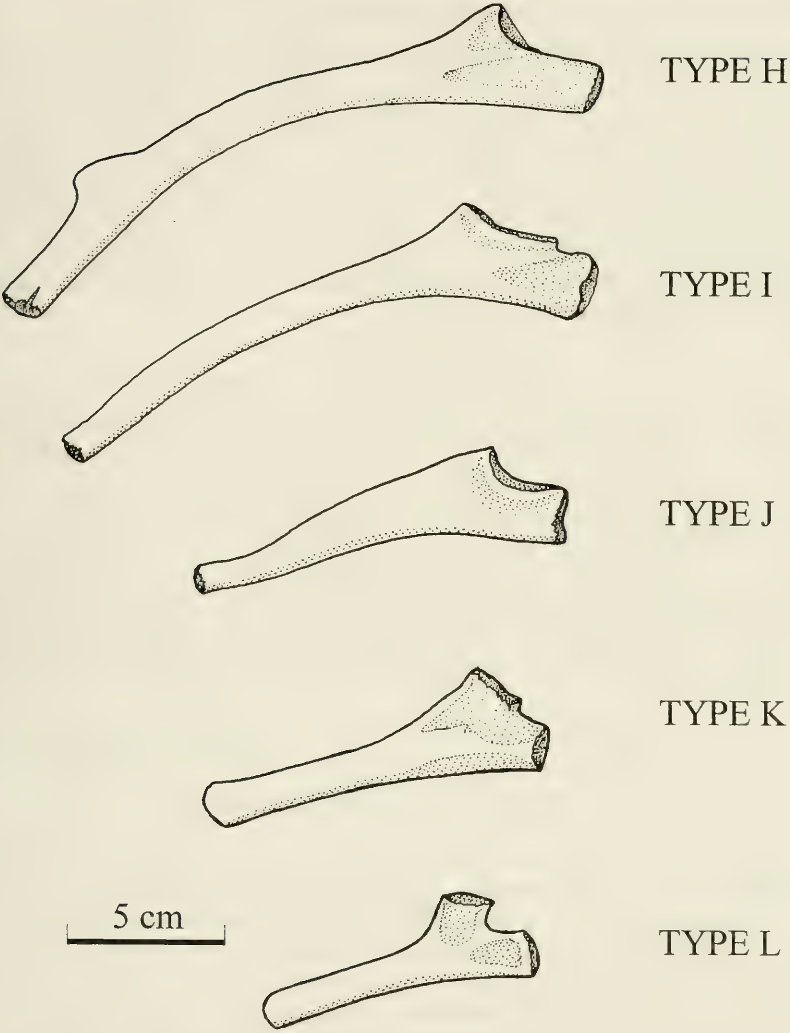


Fig. 36. The morphology of five posterior thoracal rib types in a medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus*. The uncinate processes have almost disappeared in this region, and the ribs become clearly shorter and more simple in morphology.

Rib type J

Much shorter and less curved than I, this rib type has a more pronounced uncinate shelf and a similar tuberculum (fig. 36). The distal end is thinner, and in contrast to the latter two rib types it has a simple oval cross-section. The stylus is more flattened than in all aforementioned ribs.

Rib type K

The following ribs – there are manifold variations to a simple general type – are short, straight and flattened rods with a relatively very large head. The tuberculum is proportionately smaller than in the former rib types, and there are almost no traces of an uncinate shelf. The distal end may be broadened, but always has a long-oval distal face.

Rib type L

These ribs are the shortest in the whole series, being even smaller than most caudal ribs (fig. 36). Their structure is utmost simple, with an almost symmetrical head (tuberculum and capitulum are of almost similar size and shape) and a stylus which is only faintly longer than the head region. The latter bears thin crests, but otherwise the rib surface is largely smooth.

Rib type M

The sacral rib of *Mastodonsaurus giganteus* is a fairly diagnostic element (fig. 37), and the SMNS possesses a good sample of well-preserved specimens of different sizes. These are throughout isolated finds, so that an assignment of this rib to a particular vertebra must rely on anatomical evidence and comparison to other taxa.

HUENE (1922: fig. 3) identified a questionable rib find as sacral rib on the basis of CASE's (1911) description of the sacrum in *Eryops megacephalus*. His specimen is, however, fragmentary and quite different from the generally similar capitosaur ribs; moreover there is little resemblance to the sacral rib of *Eryops*. According to all presently available evidence, HUENE's specimen is the proximal end of a posterior trunk rib.

Sacral ribs of temnospondyls were described in the dissorophid *Cacops* (WILLISTON 1910), the eryopid *Eryops* (CASE 1911; OLSON 1936), and the capitosauroids *Uranocentrodon* (VAN HOEPEN 1915: pl. 9fig. 2), *Metoposaurus ouazzoui* (DUTUIT 1976: fig. 47), *Benthosuchus* (BYSTROW & EFREMOV 1940), *Parotosuchus pronus* (HOWIE 1970), and *Eryosuchus garjainovi* (OCHEV 1972). From the aforementioned genera, the sacral rib of *Parotosuchus pronus* bears the greatest resmblance to rib type M. The morphology of this element is so unique that a confusion with other ribs from the same locality can be ruled out. There is, however, much variation in the morphology of this element.

The element is relatively short and stout, and proximal and distal portions are roughly symmetrical. The rib is clearly two-headed, with a narrow capitulum and a rather broad tuberculum. The distal end is posteriorly longer, its ventrally directed margin tapering continuously upwards. The lateral side has a more distinct relief than the medial one; it has a sculptured elevation about at midlength of the element, where the shaft reaches its narrowest width. The capitulum bears a prominent central ridge that converges towards the sculptured region. The region distal to the tuberculum is depressed and covered by numerous pores. In general, the surface of the sacral rib contains numerous tiny (? nutritive) foramina which are sometimes found at the end of a groove. From the sculptured and elevated region there runs a diagonal, flattened ridge towards the anteroventral margin of the distal end. Adjoining to this ridge there runs a narrow zone of intensely roughened bone which resembles muscular attachments such as found on the ilium or humerus. It is most obvious that this formed the attachment site for the ilio-sacral ligament (OLSON 1936).

Caudal ribs

The presence of caudal ribs in *Mastodonsaurus* is indicated by well-defined parapophyses in the anterior caudal intercentra (figs. 30, 31). The diversity among these intercentra and the variable position of their parapophyses suggests a larger number of caudal ribs. There are rib-bearing intercentra with and without haemal arches.

Few tail skeletons of other capitosauroids are known, notably the rhinesuchid *Uranocentrodon senekalensis* (VAN HOEPEN 1915: 138), the metoposaurid *Metoposaurus ouazzoui* (DUTUIT 1976: 119), and the capitosaurid *Paracyclotosaurus davidi* (WATSON 1958: 247). The number of caudal ribs in these species is 9 (8?) in *Uranocentrodon*, 8 in *Paracyclotosaurus*, and unknown in *Metoposaurus*. In all these the caudal ribs are rather similar and uniform, being short and well-bent rods with a single head. The case is different in *Mastodonsaurus*, where the diversity of caudal ribs is much greater, and the morphology unexpectedly more complicated. Their general design can be derived from that of the sacral rib. In particular, the tuberculum and capitulum are similar in shape and size, so that the proximal portion of the rib is symmetrical. By this they differ from most thoracal rib types, except for the anteriormost ("cervical") and the last presacral ribs. They differ from the latter types by being longer and by the existence of uncinate processes of a special design. The structure of these processes is similar to the distal end of the sacral rib, where only the uncinate process is thicker and takes part in the formation of the distal end. The sequence of caudal ribs as treated here follows the reasoning explained in section 4. Only the most distinct types are described here, but there may be manifold intermediate morphologies, suggesting either individual variation or an even greater length of the rib-bearing tail portion.

Anterior caudal rib types (N–Q)

The first caudal ribs are generally similar to the sacral rib (fig. 37). The main difference is that the uncinate process is much slenderer in these. Throughout these ribs, the uncinate process is an elongate, cultriform outgrowth of the posterodorsal margin, sometimes embedded in a continuous and shallow crest or shelf. The main difference to the anterior thoracal ribs is that this uncinate process is nearly perpendicular to the main axis of the stylus, and has a stilette-like appearance. The ribs are only slightly curved, with the apex at about the level of the uncinate process. The length is similar to that of the sacral rib. Their distal portions are narrow and straight, with a flattened cross-sectional area.

The dorsal surface of the proximal portion is covered by three high and well-defined ridges. The medial one is the most prominent, it runs obliquely and converges into the posterior, thickened rim of the uncinate process. The two outer ridges run along the main axes of the capitulum and tuberculum, respectivey.

The uncinate process may be embedded into a broad shelf. Distal to this, like in the trunk ribs, a second uncinate process is present in some ribs, such as in rib type N. I shall apply the same terminology as for the thoracal ribs, without implying a true serial homology. On the ventral side the proximal uncinate process has a depressed posterior area and a thickened anterior rim. Capitulum and tuberculum are essentially similar to those of the sacral rib. From the perspective of caudal ribs, the sacral rib appears as a distally slightly enlarged type with a swollen anterior uncinate process, or rather shelf, which is confluent with the distal end of the stylus proper.

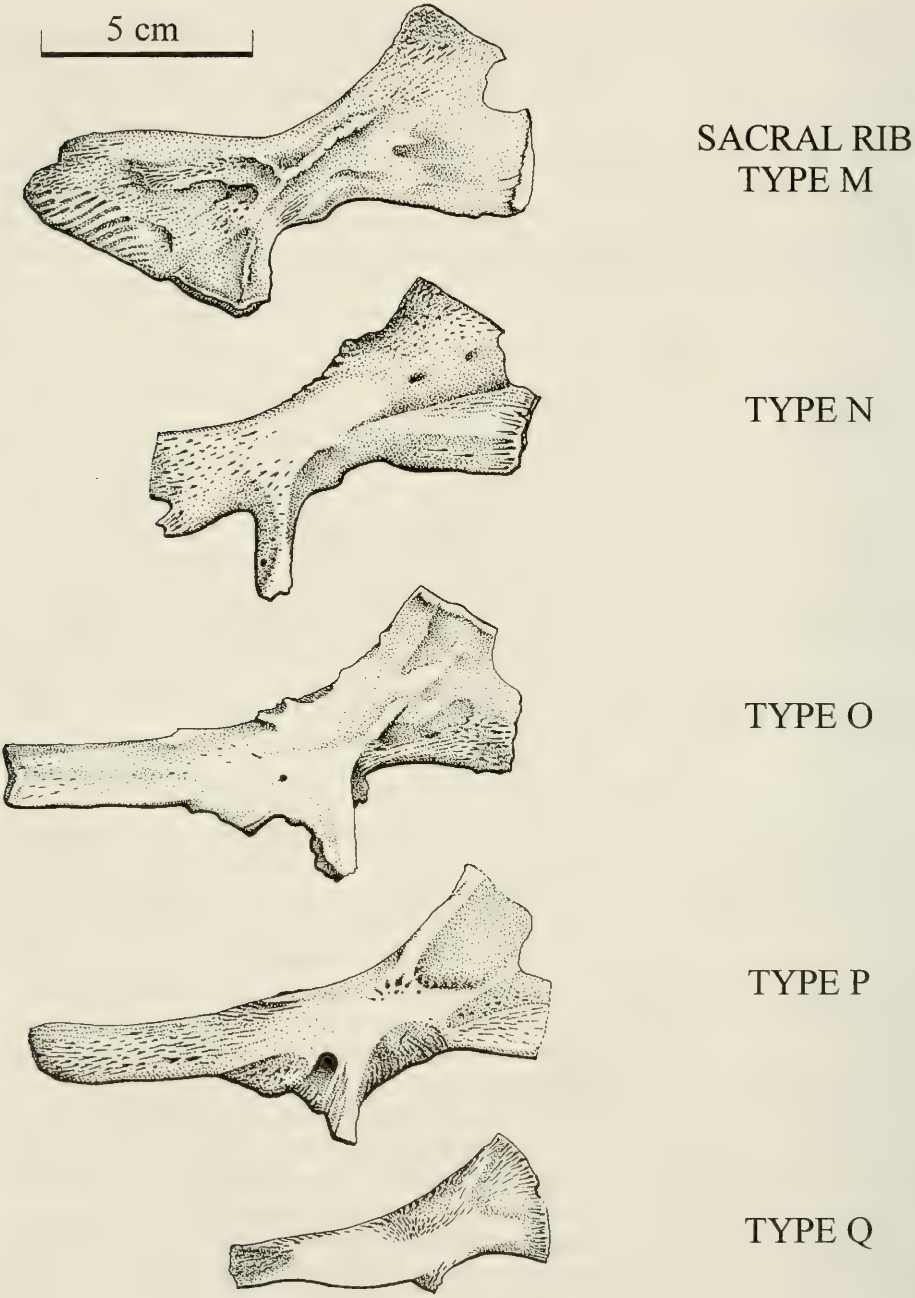

5 cm
SACRAL RIB
TYPE M
TYPE N
TYPE O
TYPE P
TYPE Q

Fig. 37. Ribs of the sacral and anterior caudal regions in *Mastodonsaurus giganteus*. The morphology of the sacral rib is basically similar to that of the first caudal ribs (types N and O), especially in having almost symmetrical rib heads, the presence of a proximal uncinate process and the degree of bending.

The main body of the proximal portion may bear, posterior to the base of the proximal uncinate process, a large foramen, which is set into a groove that runs parallel to the process. This morphology is characteristic of more posterior caudal ribs, which are further characterized by a smaller head and a shorter and posteriorly thinner anterior uncinate process, as well as the lack of a true UDP. The Kupferzell material consists of numerous such ribs which display a broad spectrum of variation.

Posterior caudal rib types (R-T)

These ribs are tiny and usually rudimentary in structure, although their design is very similar to that of the anterior caudal ribs (fig. 37). This encompasses (1) the general outline, (2) the existence of a proximal uncinate process, and (3) the presence of a foramen on the main body of the stylus. The only questionable, usually poorly preserved region is the head, so the separation into two facets, such as in all other rib types, cannot be proved.

3.2.4. Appendicular skeleton preservation

The appendicular skeleton is throughout excellently preserved in the Kupferzell material. Most of the long bones are massive and well ossified, so that they remained relatively little affected by compaction. Crushing is sometimes observed in the hollow dorsal end of the ilium, and the distal end of the humerus. Even these bones are much more solid than the frequently crushed and distorted intercentra. Fractures are more common than distortion and large-scale deformation. Most of them are, however, of minor size, running obliquely across the broadened ends of the long bones in particular.

Interclavicle

This element evoked as much interest as the huge and heavy skull in the history of capitosaur studies. Like the skull this element has a good chance of preservation, and many labyrinthodont finds made in the last century were fragments of interclavicles. Because of its most characteristic sculpturing, this was the most readily identified bone among capitosaurs (fig. 38). MEYER & PLIENINGER (1844), QUENSTEDT (1850), and FRAAS (1889) all payed particular attention to this bone, and there was a debate about how to orientate the bone in the living animal (QUENSTEDT 1850) which was clarified by studies on articulated archegosaurid material from the Lower Permian (MEYER 1858; see also FRAAS 1889).

The presence of an interclavicle is a ground-plan feature of the Tetrapoda (HENNIG 1983; JARVIK 1996) and in temnospondyls in particular the element attained a considerable size. Plesiomorphic temnospondyl interclavicles share *Trimerorhachis* (CASE 1935), *Balanerpeton* (MILNER & SEQUEIRA 1993), and *Cochleosaurus* (STEEN 1938), and it is of nearly perfect rhomboidal shape. It can be derived from interclavicles such as that of the primitive anthracosaur *Crassigyrinus* (PANCHEN 1985) or the colosteids, such as *Pholidogaster* (PANCHEN 1975). In eryopoids and dissorophoids (MILNER 1990a; BOY 1990; SCHOCH 1997b) a particularly large interclavicle is also a ground-plan feature. Especially in the large capitosauroids the interclavicle forms a long and very massive rhomboid (VAN HOEPEN 1915; BYSTROW & EFREMOV 1940; WATSON 1951, 1958).

The Capitosauridae then possess most massive and extended interclavicles, and in *Mastodonsaurus* this reaches a peak. The size of the interclavicle is much greater than in actinodontids such as *Sclerocephalus* (Meckert 1993), both in relation to the skull and the presacral column, and particularly the anterior process which excels the anterior margin of the clavicles, is greatly extended. In the living animal this process reached far anterior below the hyobranchial apparatus. A slightly extended anterior rim of the interclavicle is found in the plesiomorphic, rhomboidal interclavicle of actinodontids, which in turn is basically similar to that of eryopids and dissorophids, although never a comparably long, stilette-shaped outgrowth is present. Shared is this feature with most known capitosaurs (an exception being *Paracyclotosaurus*, see Watson 1958), as discussed by Welles & Cosgriff (1965), Ochev (1972), and others. The clavicles overlap the interclavicle especially in the posterior part of the lateral wings, whereas they abut against the lateral rim of the anterior portion of the latter. The clavicles fail to meet in the midline, separated by the narrow and much sculptured anterior process of the interclavicle.

The ornament is very clear and strongly developed throughout the ventral face of the element. It encompasses short and radially symmetric polygons in the centre (which lies in between the posterior third and midlevel of the bone). These polygons very rapidly elongate, especially anteriorly and posteriorly. In anterolateral direction the ridges may be curved but are otherwise straight, high, and sharp-cut. The depressions framed by them bear numerous openings, of which the ones close to the centre are the largest, leading into a channel which runs towards the centre of the bone. The connection between sculpturing and design of suture surfaces is most apparent on the interclavicle. The roughened ridges that guarantee tight fitting of the clavicles on the lateral wings of the interclavicle are merely the continuation of the polygonal ridges of the sculpturing. The dorsal surface of the interclavicle is largely smooth. The lateral wings are strengthened by a posteriorly convexly curved, broad ridge which unites in the middle with a single median posterior ridge, together forming a T. The lateral ends of this are much broadened and thicker than the other parts.

Clavicle

The clavicles are sagittally elongated, generally slender and very strongly ossified plates. Their medial and anteromedial shields overly the lateral wings of the interclavicle to a large degree, and posteromedially directly connect to the interclavicular sculpturing with their own ornamentation (fig. 39). More anteriorly the sculpturing is, however, aligned at a steep angle towards that of the median element. The strongest portion is the base of the ascending process, where the sculpturing ceases and the element is almost completely smooth. A marked furrow, bordered by a high crest, forms the attachment site for the cleithrum. There the ascending process thins and forms a stilette-like spike which partially underlies the base of the cleithrum, paralleling the main axis of the latter. The ascending process was orientated at a more shallow angle towards the sagittal axis than in *Eryops*, *Proterogyrinus*, or *Archeria*. The ventral side of the clavicle is entirely smooth.

Scapulocoracoid

The scapulocoracoid ossification of *Mastodonsaurus* was first described by Fraas (1889), but for obscure reasons erroneously identified as ischium by him. Plienin-

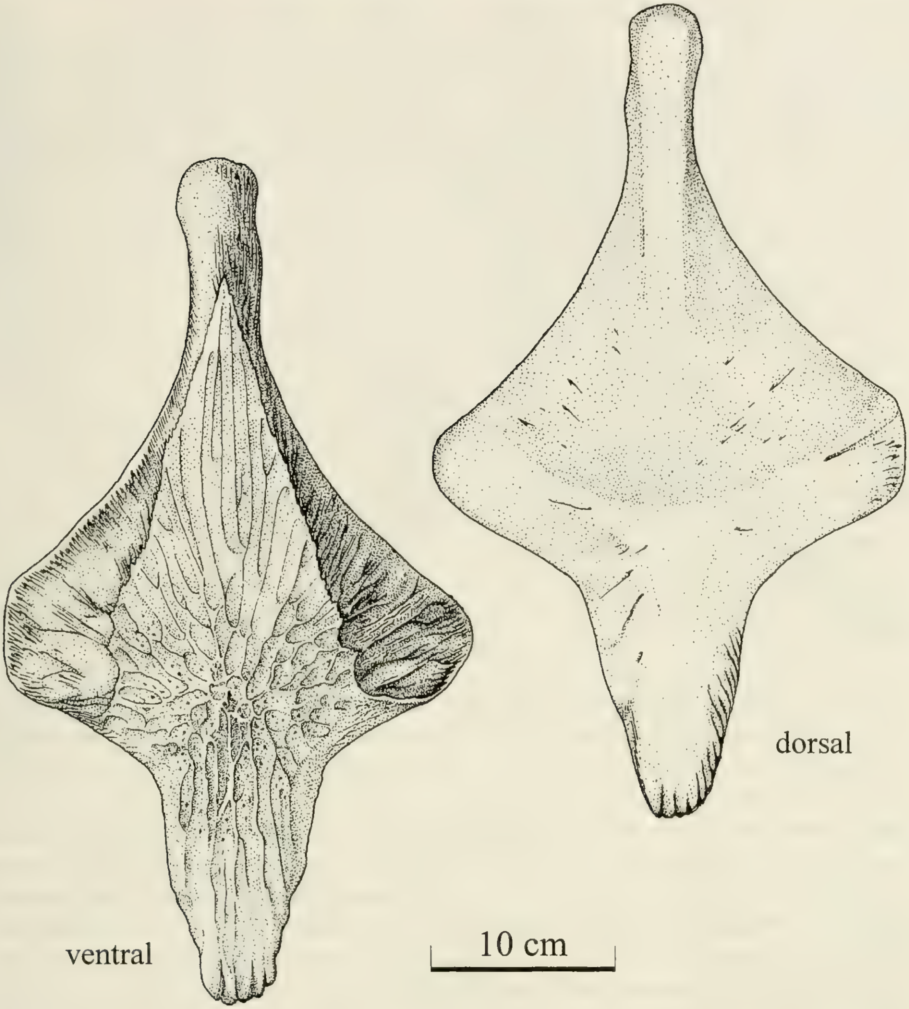


Fig. 38. The interclavicle of *Mastodonsaurus giganteus* from two perspectives. The element is very large and well-ossified, so that it constitutes one of the most frequently found fossil items in the Lettenkeuper. The sculpturing and the anteriorly extended and widened process are typical features of *Mastodonsaurus*. The apex of the concave ridge on the dorsal side points posteriorly, and helps in orienting fragmentary specimens.

GER in MEYER & PLIENINGER (1844) wrongly identified the clavicula as scapula proper. The first authors to mention and describe the scapula among labyrinthodonts were BURMEISTER (1849) in *Trematosaurus*, MEYER (1858) in *Archegosaurus*, and finally ZITTEL (1890). HUENE (1922) recognised FRAAS' mistake and correctly identified the scapula and ischium in *Mastodonsaurus giganteus* by referring to the same material as all previous authors.

In early tetrapods the scapula and coracoid are frequently co-ossified and consequently generally referred to as scapulocoracoid in their entirety (ROMER 1947, 1957; MECKERT 1993). This is of course only correct as long as both components

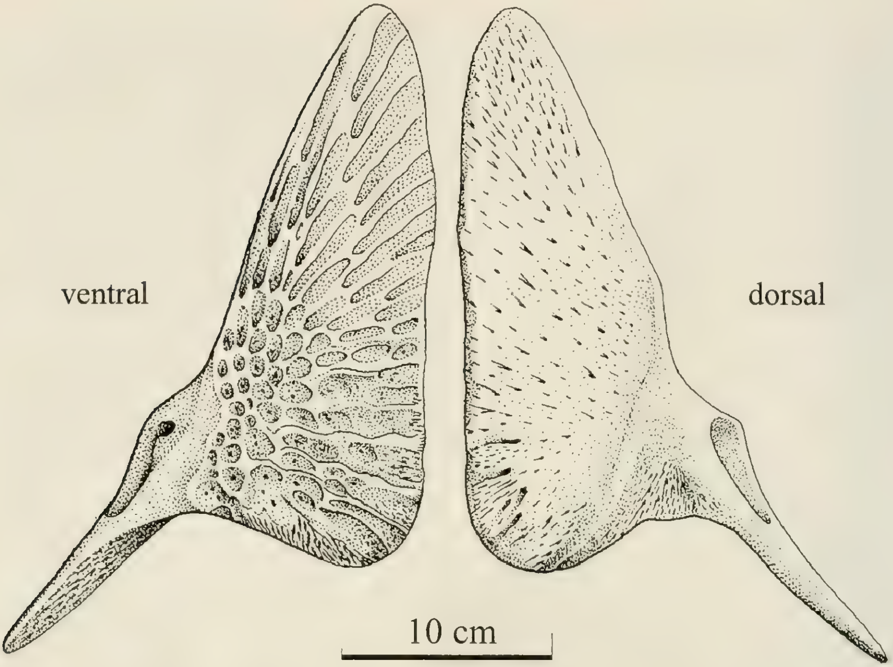


Fig. 39. The clavicle of *Mastodonsaurus giganteus* from two perspectives. The ascending process pointed posterodorsally, but is usually rotated into the same plane as the blade.

(scapula and coroacoid) actually participate in this compound bone. In the fairly large capitosaur *Benthosuchus sushkini* for instance only the scapular blade is known to ossify (Bystrow & Efremov 1940), such as in small paedomorphic Branchiosauridae (Boy 1974; Schoch 1992), among numerous other examples. In the eryopid *Onchiodon labyrinthus* onset of coracoid mineralisation is late, but a complete fusion to the scapula is soon established (Boy 1990).

Mastodonsaurus giganteus has a well-ossified scapula which is only in later developmental stages fused to the coracoid (fig. 40). No small, isolated coracoids are known, but a variety of different stages of scapulae exist. The morphology of the scapula is very similar throughout temnospondyls and basal tetrapods in general. It is, unlike most other girdle elements, obviously little dependent on the mode of locomotion in the particular species. In smaller specimens the scapula is especially slender, but already strongly ossified with well-defined bone margins. In lateral view it is a posterodorsally elongate plate with convex anterior and concave posterior margins. The dorsal end is rounded and has a thin, flattened edge, whereas the ventral end is larger, flattened, and medially broadened to give a large facet for the coroacoid portion. The scapula thus basically has an asymmetrically lunate shape with a greatly extended dorsal portion. It is similar to the large scapula of *Eryops megacephalus* (pers. exam.) in which a comparably high degree of ossification is reached. Only in *Eryops* the dorsal portion is still more elongated and reaching far upwards. In most other capitosaurs the scapula is a rather weak ossification (Bystrow & Efremov 1940; Watson 1958). Exceptions are *Platyoposaurus stuckenbergi* (Kon-

ZHUKOVA 1955) and *Eryosuchus garjainovi* (OCHEV 1972) in which the scapula has proportions nearly identical to that of *Mastodonsaurus*.

MECKERT (1993) analysed the anatomy and development of the scapulocoracoid in *Sclerocephalus haeuseri* in detail. According to his findings, there is only a single ossification centre (namely that of the scapular blade) which later on successively expands over the area of the coracoid. *Mastodonsaurus* instead has a clearly established surface of unfinished bone at the interface between the scapular and the coracoid ossification. In larger specimens there is no such gap, but instead a complete ossification without any trace of synostosis or a secondary co-ossification of a sutural plane. The specimen that FRAAS (1889: fig 6) used to reconstruct what he concieved the ischium is a well-established scapulocoracoid of that kind. Thus a difference in the development and number of ossification centres appears to exist among temnospondyls which urges a cautious treatment of this matter.

The scapula has a large foramen supraglenoidalis which is framed by a pronounced anteroventral rim. The foramen is situated posterodorsal to the upper edge of the glenoid facet. A second major opening, the foramen supracoracoidalis, is found anterior to the area glenoidalis, perforating the scapulocoracoid suture. Most of the surface of the scapula and coracoid is smooth or covered by minor striations. Exceptions are well-defined muscle attachments in the following regions: (1) ventral to the supracoracoidal foramen and posterior to the glenoid facet, (2) in the anteriormost portion near to the anterior edge and on the lateral side, (3) dorsally in the anterior portion of the scapula, posterior to the bifurcation point of lateral and medial branches, and (4) at the inner edge of the medial branch (processus medialis). The markedly elongated glenoid area is obliquely orientated and distinctly curved, with the convex side facing posterodorsally. Dorsally it is widest where it separates the foramina. Among these, the supraglenoid foramen opens posterodorsally and the supracoracoid foramen ventrally. The supraglenoid foramen gives rise to a large groove (fossa supraglenoidalis) which roughly parallels the posterior and posteroventral margin of the scapular blade.

The medial side of the scapula bears an elongate and broad ridge which widens both dorsally and ventrally where it rises from the otherwise planar and smooth element. It parallels the fossa supraglenoidalis but starts at a more ventral position than the latter. The medial opening of the supraglenoid foramen is anterodorsal to, that of the supracoracoid foramen posteroventral to that ridge (torus medialis). This torus is found for instance in *Eryosuchus garjainovi* (pers. exam.), and *Archeria crassidisca* (ROMER 1957), but lacks in many other basal tetrapods.

Anteriorly the scapula is only faintly thickened, by which it differs from that of *Eryops* (pers. examination). The margins there are not completely ossified, as is indicated by the roughened flat ridge by which it terminates. This margin is curved in sigmoid fashion if viewed dorsally.

The coracoid portion is much smaller than the scapular blade, reaching only half of the area of the latter (fig. 40, above). It has two oval attachment surfaces for the junction with the scapula. These are separated by the large foramen supracoracoidale. The medial side of the element bears two stout columns, one of them giving rise to the glenoid area and the other continuing dorsally on the scapular blade as the columna supraglenoidalis. These columns are separated by a narrow but deep furrow on the inner side, which is a ventral continuation of the foramen supracoracoidale. Laterally the coracoid is planar and has a smooth surface.

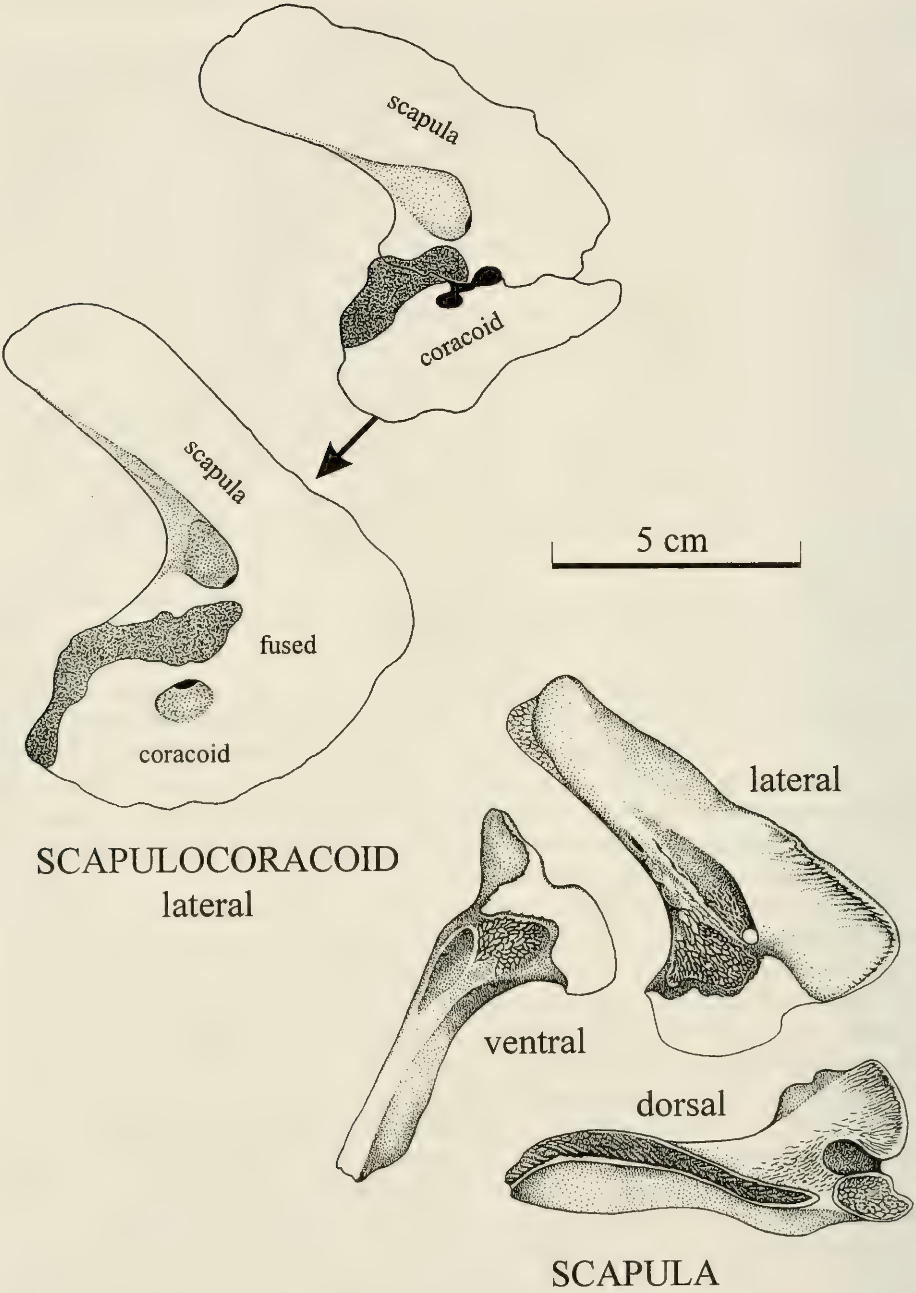

scapula
coracoid
scapula
fused
coracoid
5 cm
SCAPULOCORACOID
lateral
lateral
ventral
dorsal
SCAPULA

Fig. 40. The scapulocoracoid of *Mastodonsaurus giganteus* from different perspectives and in different ontogenetic stages. Below, the scapula of a relatively small specimen, above right, the scapula and coracoid in a somewhat larger specimen still separated by a suture, and left, a co-ossified scapulocoracoid of a large specimen.

Cleithrum

The cleithrum has a stout and well-ossified shaft and a most dorsally situated head (fig. 41). The external and internal surfaces of the element are flattened to slightly concave, and the internal face bears a curved ridge and is much more rugose. The articulation with the scapula and the clavicula is upheld by an abutting of that ridge against the anterior margins of these elements and by the underlapping of the posterior part of the bone, marked by a well-developed depression in this region. Towards the dorsal end the element broadens on both sides to give a short head, where the element underlaps the scapula to a larger extent than ventrally. The suture surface is roughened and sculptured by numerous parallel ridges and bosses. The outer (lateral) surface is striped along the main axis and bears radially arranged rugosities in the head region which face posteroventrally.

Humerus

The humerus of *Mastodonsaurus giganteus* was described by PLIENINGER in MEYER & PLIENINGER (1844), FRAAS (1889), and HUENE (1922), who all referred to the same, very large specimen (SMNS 4707). However, practically all other humeri available for *Mastodonsaurus* differ in being much smaller and less differentiate; I shall therefore distinguish arbitrarily two growth stages here, and describe them separately in detail.

The general structure of the humerus is similar in most basal tetrapods (MINER 1925; ROMER 1957; HOLMES 1980; JARVIK 1980; MECKERT 1993). It is short, markedly widened at both ends and forms a tetrahedron. The Choanata (PANCHEN & SMITHSON 1987) are characterized by two prominent outer processes at the distal end of the humerus, the ect- and entepicondyle. The humeri of tetrapods are characterized by convex heads, and the glenoid facet is consequently (at least weakly) concave. In temnospondyls the humerus differs from that of most anthracosaurs (ROMER 1957; HOLMES 1980; PANCHEN 1972, 1985), *Ichthyostega* (JARVIK 1996), and microsaurs (CARROLL & GASKILL 1978) in that it is more clearly torded, longer and more clearly differentiated. Yet *Mastodonsaurus* departs from this scheme quite considerably, particularly in untypically low extent of humeral torsion and the length and slenderness of the element.

The humerus of *Mastodonsaurus* has a long and slender shaft, a rather narrow head, and a pronounced ectepicondyle (figs. 42, 43). A supinator process is present in larger specimens and grows to a prominent boss in the largest known animals. The entepicondyle is initially thin and rudimentary, but thickens considerably during late ontogeny, reaching almost the size of the ectepicondyle. The head is at first narrow and the joint simple and dorsally convex, but in large specimens the posterior portion grows ventrally, corresponding to the late-ontogenetic ventral extension and 'curling' of the glenoid facet. The initially throughout narrow head thus becomes thickened posteriorly and very massive. On the dorsal side a rather well-defined radial column is present from small stages on. The supinator process ultimately rises from it at about midlength of the bone, and through development rotates at an angle of 50° to finally stand perpendicular to the shaft. The ventral surface is mostly flat, and towards the ends slightly concave even. At the posterior rim of the entepicondyle rises a ridge which runs proximally and thereby rotates into the horizontal plane, entering the ventral side of the element. The anterior face is proximally up to

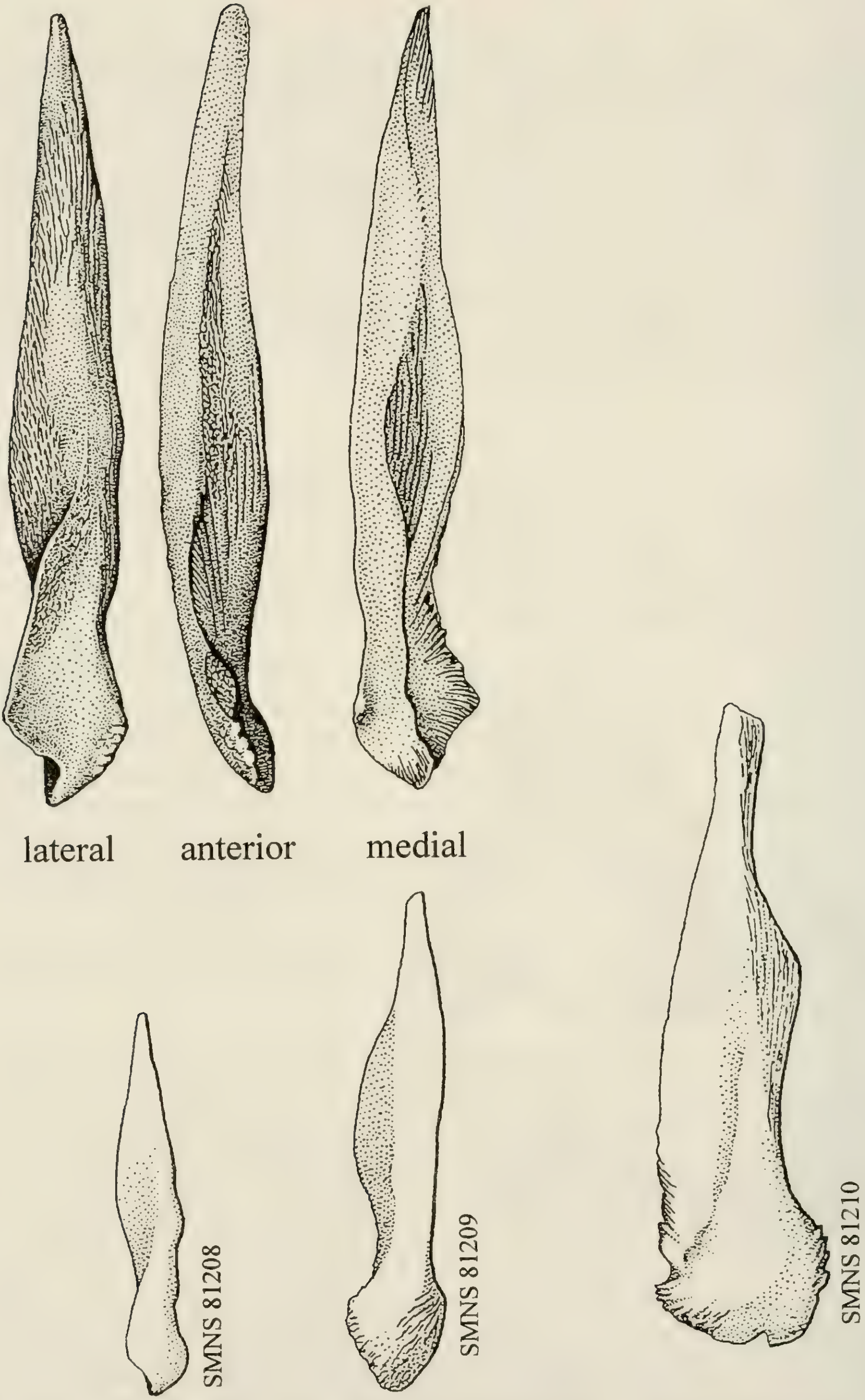

lateral
anterior
medial
SMNS 81208
SMNS 81209
SMNS 81210

Fig. 41. The cleithrum of *Mastodonsaurus giganteus* from different perspectives (above) and in different growth stages (below).

midlength much thickened and rough, bearing a very prominent attachment site for musculature that later in development forms a marked boss.

The ectepicondyle has a distinctly concave, transversely triangular to oval facet, which is orientated almost exclusively laterally, with a very minor anterior component. Instead the entepicondyle is much compressed and faces laterally and posteriorly. In the largest specimens the ectepicondyle shifts slightly into a little more anterolateral direction.

Small Specimens

The humerus at this stage is more slender and elongate than in any other large capitosaur hitherto described. The head is curved, with the convex side facing anterodorsally (fig. 42). It is nearly equally wide along most of its longitudinal extension. The margins are raised, ventrally to a larger degree than dorsally, giving the head a slightly concave surface. This is roughened, indicating a cartilaginous cover. Anteriorly the head ends in a single, very weakly defined process. The posterior process instead bifurcates into a faint dorsal (PPD) and a strong ventral portion (PPV). Both give rise to smooth crests which run at the posterior margin distally along the shaft. The lower of these crests (torus ventralis of OCHEV 1972) faces posteriorly and disappears at about midlength of the bone. In contrast the upper crest (torus dorsalis of OCHEV 1972) faces posterodorsally and widens towards the distal end. It is confluent with the posterior margin of the columna radialis. At the distal end the ectepicondyle is the broadest portion, but as compared with most other temnospondyls it is only weakly developed. It is separated by a well-defined incision from the supinator region, whereas posteriorly it narrows rather gradually towards the entepicondyle. The most pronounced muscle scars are found at the anterior edge, on the ventral side anteriorly, and in the front region of the dorsal side; most of the other parts are smooth.

Large Specimens

The humerus of large specimens of *Mastodonsaurus* is generally stouter and more differentiated than in earlier developmental stages (fig. 43). Distally being much wider, it has a more clearly established entepicondyle and supinator region (PLIENINGER in MEYER & PLIENINGER 1844; HUENE 1922). The latter has grown to a definite process, resembling that of *Sclerocephalus* (MECKERT 1993). In addition, the caput humeri in large *Mastodonsaurus* has a very well-established, additional process (PM). It is much more pronounced than the anterior and posterior processes and situated ventrally, somewhat closer to the posterior processes. The proximal shape of the caput is V-shaped with the bifurcating broad end formed by the three posteriorly oriented condyles (HUENE 1922: fig.7). The ventral and dorsal crest (CPD and CPV) are more clearly established than in smaller individuals. The distal end is posteriorly slightly broader, and especially the entepicondyle is expanded proximally. Consequently the whole bone appears to be wider than in smaller specimens.

Antebrachium

The lower arm of *Mastodonsaurus* is documented by several growth stages. It was described and figured in part by FRAAS (1889) and HUENE (1922). There are only isolated elements available in the rich Kupferzell material, and solely one specimen

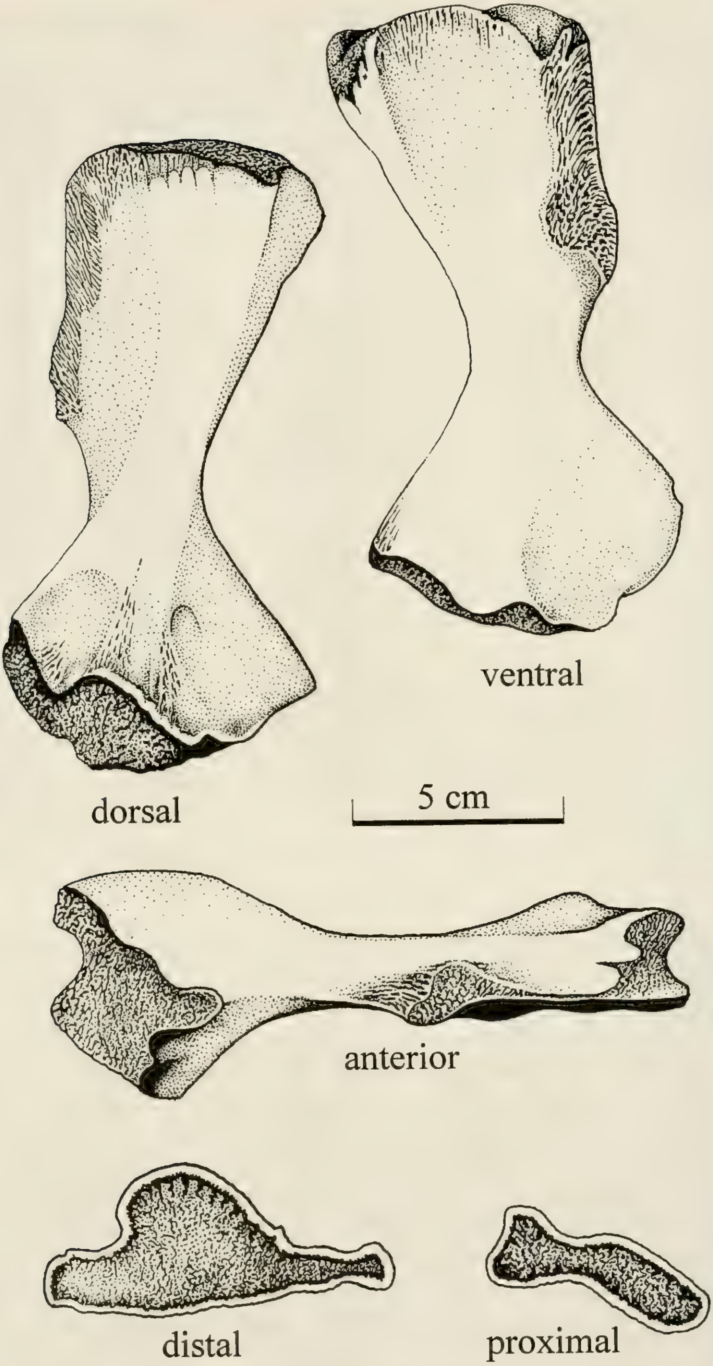

ventral
dorsal
5 cm
anterior
distal
proximal

Fig. 42. The humerus in a medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus* from different perspectives. The bone is rudimentary in morphology, having no supinator process and only faintly developed epicondyles. The prominent muscle scars on the ventral and anterior sides may be interpreted as associated with the pectoralis and deltoideus musculature.

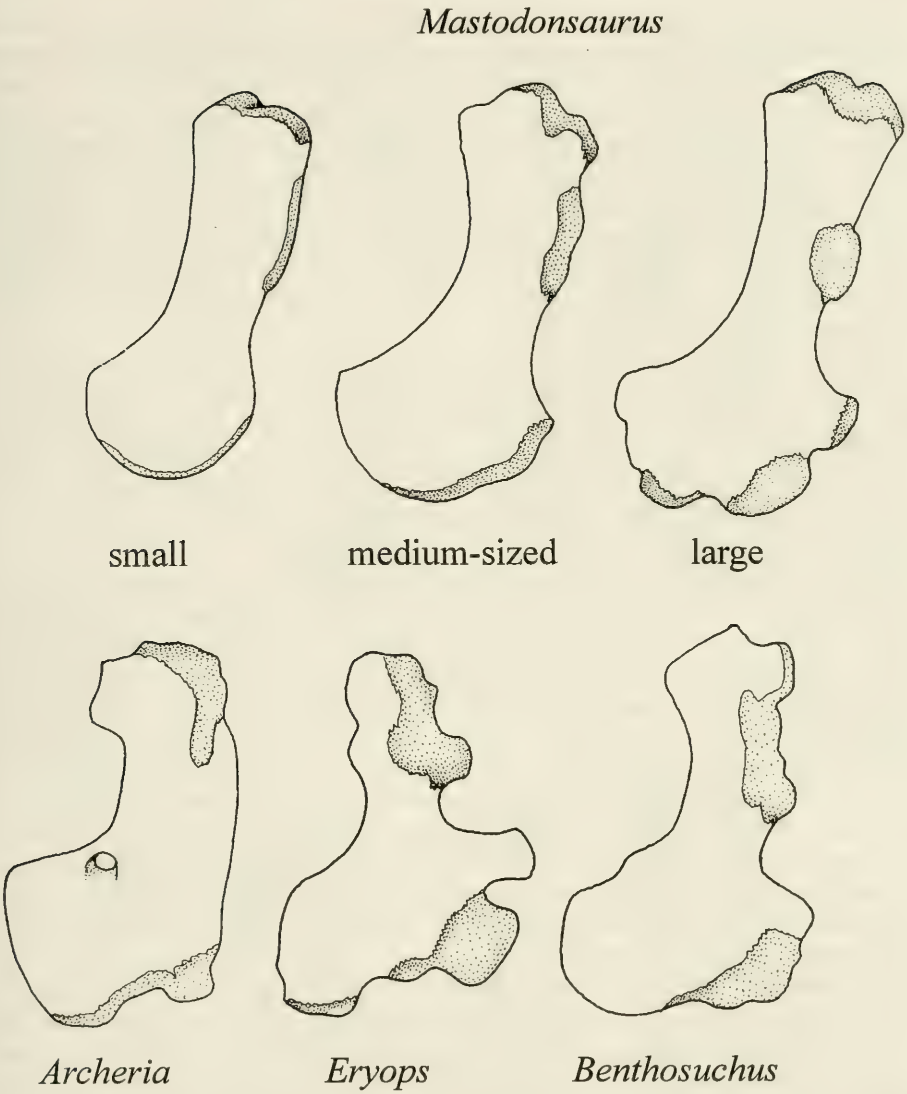


Fig. 43. Humeri in selected temnospondyls (below) and different growth stages of *Mastodonsaurus* (above), all in ventral view. The humerus of *Mastodonsaurus* is peculiar in its relatively great length and the immature state of development, even in the largest stage, which was associated with a skull of 74 cm length. *Archeria* after ROMER (1957), *Eryops* after MINER (1941), and *Benthosuchus* after BYSTROW & EFREMOV (1940). *Mastodonsaurus*: small and medium-sized humeri from Kupferzell specimens, large specimen from Gaildorf (MEYER in MEYER & PLIENINGER 1844: tab. 1).

from Gaildorf, an ulna with carpal elements, metacarpals and phalanges, is articulated.

The following description exclusively treats the preserved elements without inferring data from other taxa. In general, both elements are well-differentiated and thereby more easily identified than those of most other actinodontids and capitosaurs. The extent of ossification is high, and because of the strength of the bones most specimens are threedimensionally preserved. The relative size of the lower arm can be estimated by the large humerus specimen, which is associated with a radius. Following all available data, the lower arm was short, reaching slightly more than half the length of the humerus. Closest resemblance in the structure and proportions of the antebrachium is found with two capitosaurs, namely *Eryosuchus garjainovi* (Ochev 1972) and *Parotosuchus pronus* (Howie 1970).

The radius is about the same length as the ulna, by which it differs substantially from that of *Eryops* (Miner 1925) and rather is similar to that of *Sclerocephalus* and *Archegosaurus*. However, it is relatively longer and more differentiate than in many other temnospondyls (figs. 44, 45).

It is a strong yet slender element, with distinctly different proximal and distal ends and much different dorsal-anterior and ventral-posterior surfaces. Among capitosaurs it resembles that of *Eryosuchus garjainovi* closest, which was described in great detail by Ochev (1972: 147). Some aspects are, however, more similar to the radii of *Parotosuchus pronus* (Howie 1970) and *Wetlugasaurus kzilsaensis* (Ochev 1972), such as the slightly more massive appearance and the straight and markedly convex margin of the distal end.

The posterior-ventral surface of the radius is convex and bears a medial ridge ('a.l.' of Ochev) that is strongest developed towards the ends of the bone. The dorsal surface is striated, and more so medially than laterally. On the anterodorsal surface, which is clearly concave much like in *Eryosuchus*, with the depression asymmetrically opening towards the lateral margin. The medial margin is concave, with the apex lying in the distal third of the bone, whereas the lateral margin is irregular, with two successive bosses on the distal side. The more distal of these is larger and bears a well-defined rugosity. Distally the end of the radius is laterally compressed and oval in outline and has a much flattened surface. The proximal end is more rounded and the bone is of unfinished appearance, especially on the ventral side. The posterior-ventral face of the proximal end is oval to triangular (cf. Howie 1970). In medial view, the element is sigmoidally curved and bears a crest which ends distally in the prominent tuberosity just mentioned.

In contrast to the rather symmetrical radius, the ulna is more distinctly curved and torded. Its flat surfaces were not oriented anterodorsally and -ventrally in the living animal, but roughly anterolaterally and posteromedially. The description here follows a simplified orientation, in which the long axis of the element is regarded as strictly vertical, although this was probably held obliquely in the living animal.

The following features are characteristic of this bone in *Mastodonsaurus*: (1) the olecranon process is prominent, making up roughly one third of the total length, (2) the posterolateral side is straight while the anteromedial margin is distinctly curved to give both proximal and distal extensions, the medial heads of the bone. The olecranon process is thickened at both ends, and its depressed posteromedial surface gives rise to an extensive bowl which covers almost one half of this flat side of the bone. Distally the depression aligns with a groove that finally separates the two unequally large distal heads. Among these the medial head is larger, curves medially, but does not reach that far distally as the lateral head. The latter has a flattened posterior flank. In posterior view, the ulna is distinctly curved proximomedially. The cross-section of the distal head is L-shaped, that of the proximal head is roughly

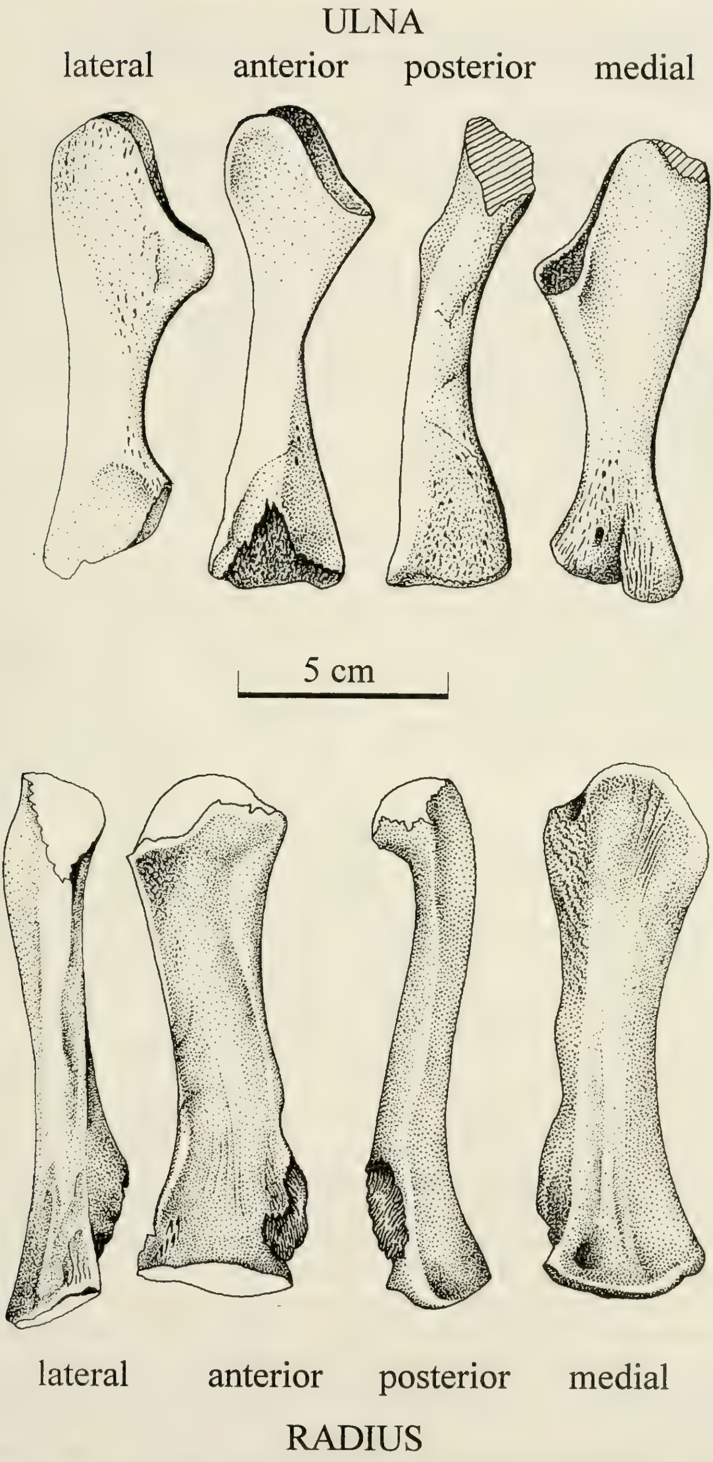

ULNA
lateral
anterior
posterior
medial
5 cm
lateral
anterior
posterior
medial
RADIUS

Fig. 44. The lower arm bones in a medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus*, from different perspectives each.

transversely oval. The surfaces of the ulna are, except for the strongly roughened articulation facets, throughout smooth with only minor striations.

Manus

The hand of *Mastodonsaurus giganteus* is only partially known. There are various isolated metacarpals and proximal phalanges from both Gaildorf and Kupferzell. Isolated carpals have hitherto not been found, and distal phalanges are very rare, which probably results from the small size of these elements. The extent of ossification in the carpus is consequently not sufficiently known. There is a single articulated, but fragmentary specimen from Gaildorf. It encompasses the distal end of the ulna, two proximal carpal elements from the lateral side, four metacarpals, and three proximal phalanges. The assignment to a particular specimen – and thus certain size relations – is possible. A phalangeal count, however, cannot be given.

The autopodium of *Mastodonsaurus* consists of well-ossified elements of mo-derate length and size (fig. 45). Apparently there are only four digits (SMNS 4706; see discussion in Huene 1922), which is the condition found almost throughout temnospondyls and microsaurs. The metacarpals are well 1 1/2 times longer than the adjoining proximal phalanges. There are conspicuous size differences between the metacarpals. Their proximal heads are throughout broader than the distal ends. The inner (I+II) metacarpals are thinner and shorter than the third which is slightly larger than the fourth. The first is definitely the smallest element. The carpal elements are relatively large plates and articulated. The inner one is broad-rectangular, with the distal margin slightly convexely curved, while the medially situated second bone is quadrangular and narrower than the first, about of the width of the third metacarpal.

The pectoral limb as a whole

The pectoral girdle and limb are particularly impressive by their size and architecture. The dermal ossifications, notably the interclavicle, reach a size unparalleled among other early tetrapods. The position of the pectoral girdle poses problems for the function of the lower jaw and shall be a matter of discussion in the reconstruction section. The clavicles fit neatly onto the lateral flanks of the huge interclavicle and overlap it quite considerably posteriorly. The suturing is very tight, as indicated by the specially designed surfaces of these overlapping bone regions. The main direction of the rugosities on the sutures appear to resist particularly stresses from anterior and lateral. The anterior extension of the interclavicle establishes a connection to the floor of the intermandibular region, which shows that the heavy skull and the pectoral girdle must have been highly coupled; this must have posed important constraints on both the feeding and locomotory systems. The very clearly developed dermal ornament of the clavicles and interclavicle demonstrates that these shields lay shallowly in the dermis, but rather contrary to many other temnospondyls the posterior portion of the interclavicle does not have a shelf for the attachment of osteoderms. In the steady absence of such dermal scutes, which is very striking because of their permanent appearance in most (and especially the larger) basal tetrapods, I am inclined to assume that they were absent altogether. Watson (1958) figured osteoderms in the pelvic region of *Paracyclotosaurus*, but these are loosely set and morphologically different from the spindular ventral osteoderms so characteristic of

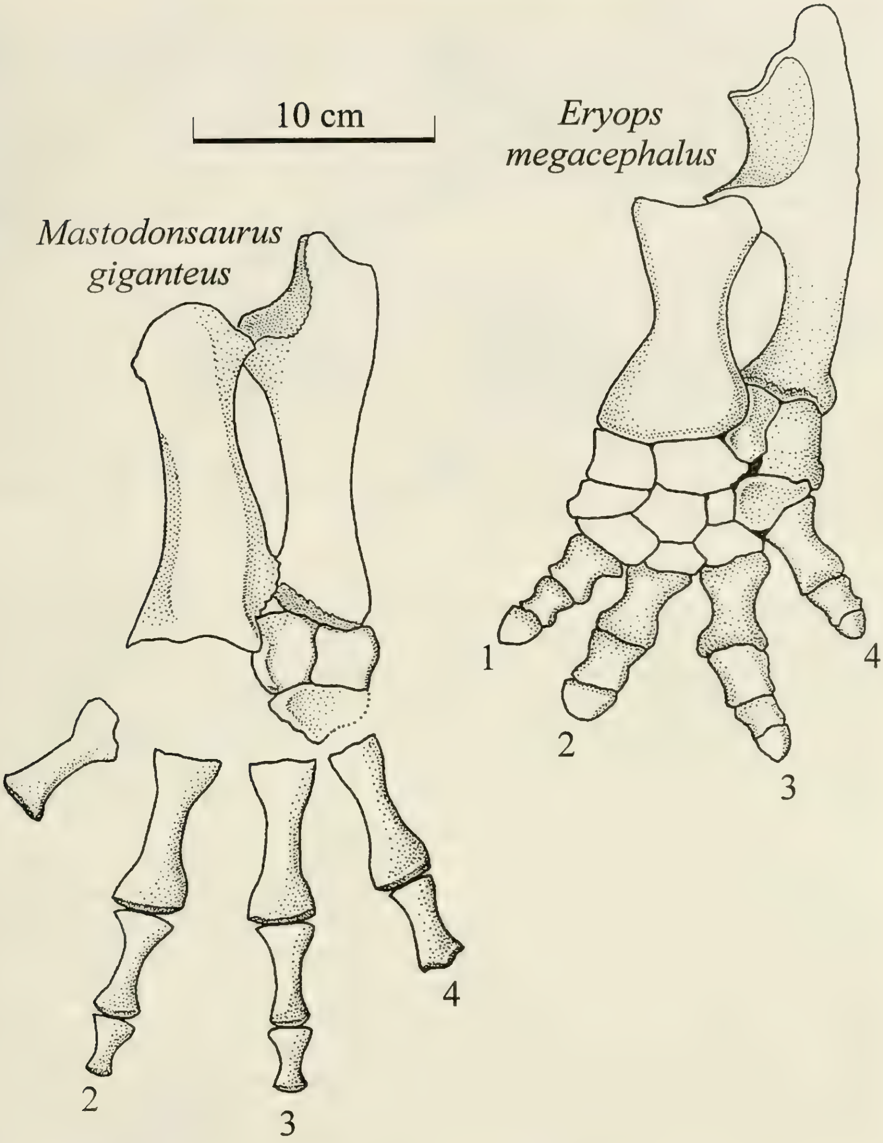


Fig. 45. Below, the lower arm, carpus, and manus in a large specimen of *Mastodonsaurus giganteus*, based on both isolated finds and partially articulated specimen (SMNS 4706). Above, the same region in the terrestrial temnospondyl *Eryops megacephalus* from the Lower Permian of North America and Europe.

most temnospondyls, which lack in this genus. The scapulocoracoid apparently forms from two centres of ossification, among which the coracoid appears much later than the scapula. In addition, the scapula extends dorsally with growth, although its width is rather small throughout development. In specimens of the size of 2,5 m the fusion of the bones is finally established. The glenoid facet at first is horizontally orientated, but later on it extends ventrally to attain a subvertical posterior face as well. To this a very marked expansion of the caput humeri neatly fits, also recorded for the latest phase in ontogeny. In specimens of about 4 m size (75 cm skull length) the humerus is much stouter and bears a supinator process as well as well-established epicondyles, in addition to the mentioned, posteroventrally extended caput. There is much to be discussed about the position of the antebrachium and the spatial constraints imposed by the design of the articulation facets, which in concert permit a detailed reconstruction of the pectoral limb. The lower arm is surprisingly strong yet relatively short.

The enormous width and flatness of the interclavicle, the articulation of the clavicles and scapulocoracoids, and the rather small height of the whole apparatus show that the anterior trunk was much flattened, as WATSON (1958) had already presumed in his reconstruction of *Paracyclotosaurus*. This is in agreement with the design and arrangement of the ribs and the striking morphology of the neural spines. The pectoral girdle must have directly connected to the skull and had the same lateral extension as this. The resulting proportions of the whole anterior trunk, from a superficial perspective, are best compared to that of cryptobranchid salamanders, especially to the largest specimens known.

Ilium

An abundant postcranial element in the Kupferzell material is the ilium. It is a comparatively small and slender bone with a narrow dorsoposterior shaft, a broadened but flat dorsal end, and a posteriorly much widened base (fig. 46). The acetabulum is well-established in the stage referred to in the following description. The frequency of occurrence in the collected material is probably due to both its characteristic shape and the high degree of ossification. Because of its thickness the ilium is almost throughout complete and very well preserved. The extent of compaction is further very limited, probably it has only affected the distal end.

In general, the shape of the ilium is quite variable in basal tetrapods and there are even conspicuous differences within temnospondyls. Frequently the shaft bifurcates posteriorly, giving an anterior and posterior process, the latter being usually a continuation of the shaft proper. This appears to be the plesiomorphic condition in tetrapods (ROMER 1957; JARVIK 1996). *Benthosuchus sushkini* has a marked anterior process in most specimens, but some smaller individuals may have an ilium which is almost identical to that of *Mastodonsaurus* (BYSTROW & EFREMOV 1940: figs. 53, 82). In most capitosaurs the ilium is rather short and stout, such as in *Paracyclotosaurus* (WATSON 1958), *Parotosuchus pronus* (HOWIE 1970). Among those capitosaurs in which ilia can be assigned to articulated and diagnostic cranial material, the mastodonsaur ilium is most similar to that in *Eryosuchus garjainovi* (OCHEV 1972: pl. 31).

The cross-sectional shape of the shaft is oval to nearly round ventrally, close to the base of the shaft. Further dorsally it abruptly flattens at about the midlength of the element, but only gradually broadens both anterior and posterior to the long axis. The latter is inclined at an angle of approximately 15? ° towards the vertical plane. The distal end is compressed, its shape being that of an elongated oval. The margins excell the markedly concave, slit-like surface distinctly. Instead the outline and structure of the proximal end are more complex. Anteriorly it has a straight transverse margin which gives rise to a transversely flattened anterior face of the iliac base. Further posteriorly both lateral and medial margins are markedly concave, while the posterior end widens somewhat again. The lateral margin is more strongly curved

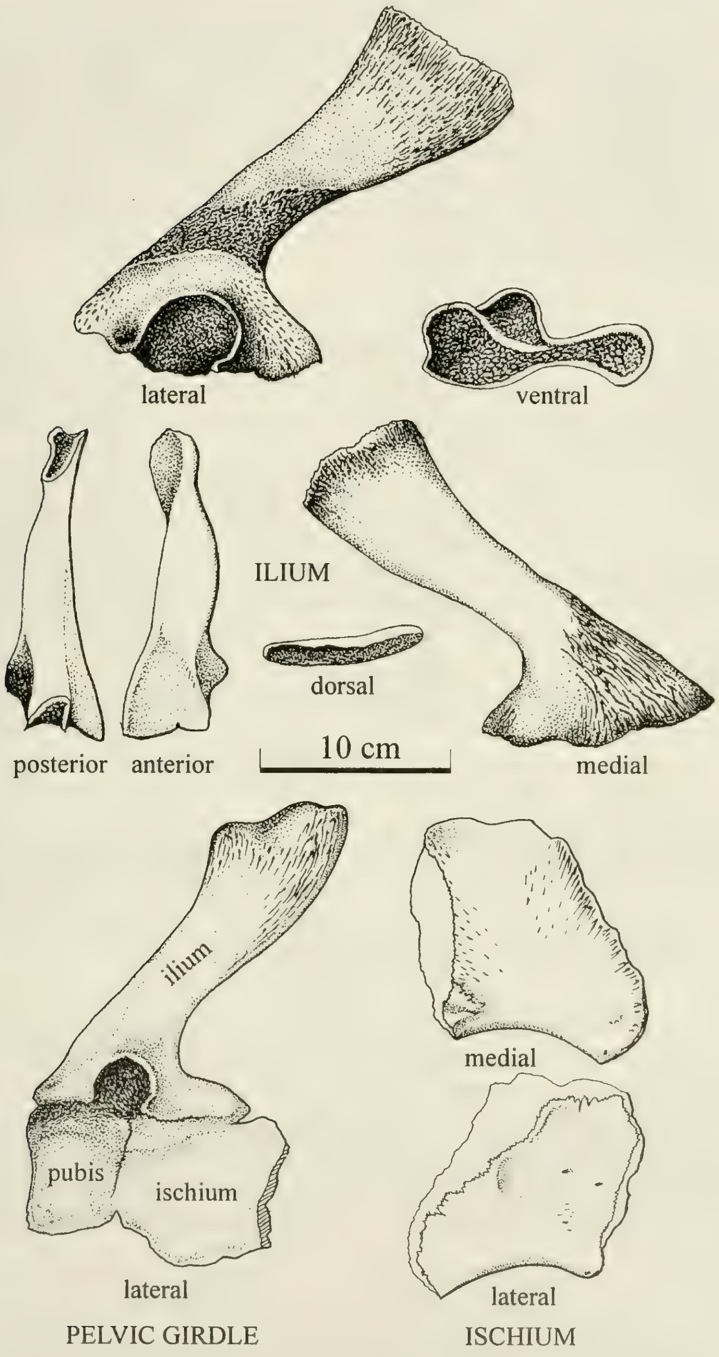

lateral
ventral
ILIUM
dorsal
posterior
anterior
10 cm
medial
ilium
pubis
ischium
lateral
PELVIC GIRDLE
medial
lateral
ISCHIUM

Fig. 46. The pelvis in medium-sized specimens of *Mastodonsaurus giganteus*, drawn in different views. Above, an isolated ilium; below, left an ilium with ischium in articulation and a part of the pubis. Below right, the ischium from two perspectives.

and in its anterior part the rough, cartilage-flooring surface extends over this margin to expand over the subcircular area of the acetabulum. The latter is emplaced within a depression and has very distinctly demarcated margins which rise from the smooth surface of this depression. The anterodorsal margin of the acetabulum is most clearly elevated and bends ventrolaterally. The acetabular surface hence expands dorsolaterally somewhat. The surface of the ilium is throughout relatively smooth. The dorsal end of the element is covered by numerous fine furrows and ridges. Obliquely crossing the shaft, there runs a marked muscle attachment zone which originates at the anterior, flattened margin of the shaft.

Ischium and pubis

The ischium was first correctly identified by WATSON (1919) who commented somewhat bitterly on FRAAS' (1889) misidentification of the scapula as ischium and that of the ischium as pubis. He did, however, not describe the element, which was finally carried out by HUENE (1922).

It is a small element of trapezoidal outline and simplified morphology (fig. 46). Its medial and lateral, flat surfaces are very similar. The lateral surface is identified by its possession of an anteriorly unfinished and broadened margin, which closes up to the iliadic rim of the acetabulum. Also it is unfinished more anteromedially, where the pubic cartilaginous region was attached. Medially, the ischia also must have been attached to a cartilaginous ischiadic element, as they show no traces of a suture with each other and the bone surface suggest cartilaginous cover.

In practically all Kupferzell specimens the ischia were found in isolation from the ilia, but often occur as paired elements. Perhaps this indicates a more tight integration of the ischia within the pelvic girdle than to the ilia. A definite pubis only occurs in one large specimen, in which the bone is confluent with the ischium. The position of this structure relative to the ilium unequivocally tells its identity. As this fragmentary specimen is relatively badly preserved, no significant details of this bone could be found out. Apparently, ossification of the pubis was a late-ontogenetic event in *Mastodonsaurus*, although an artificial bias (excavation) in the largely disarticulated Kupferzell material cannot be entirely ruled out.

Femur

This element is the strongest and largest in the pelvic girdle, although it does not compare to the much more massive and differentiated humerus, particularly in large specimens. FRAAS (1889), HUENE (1922), WATSON (1958), HOWIE (1970), and OCHEV (1972) have paid particular attention to the femora of capitosaurs, and the bone is among the best known in that group. Closest resemblance is shared with that of *Parotosuchus pronus*, which agrees in both proportions and structural details very precisely.

The bone forms a strong and stout rod which is distally more clearly broadened (fig. 47). Its dorsal side is axially symmetrical, convex with the apex at midlength, and almost smooth, with the exception of a medial groove at the distal end, by which it attains a two-headed shape in this region. The ventral side is generally concave, but asymmetrical. It bears a medial ridge (adductor crest) that rises from the posterior rim of a rugose depression at the distal epicondyles, and widens proximally to merge into the internal trochanter.

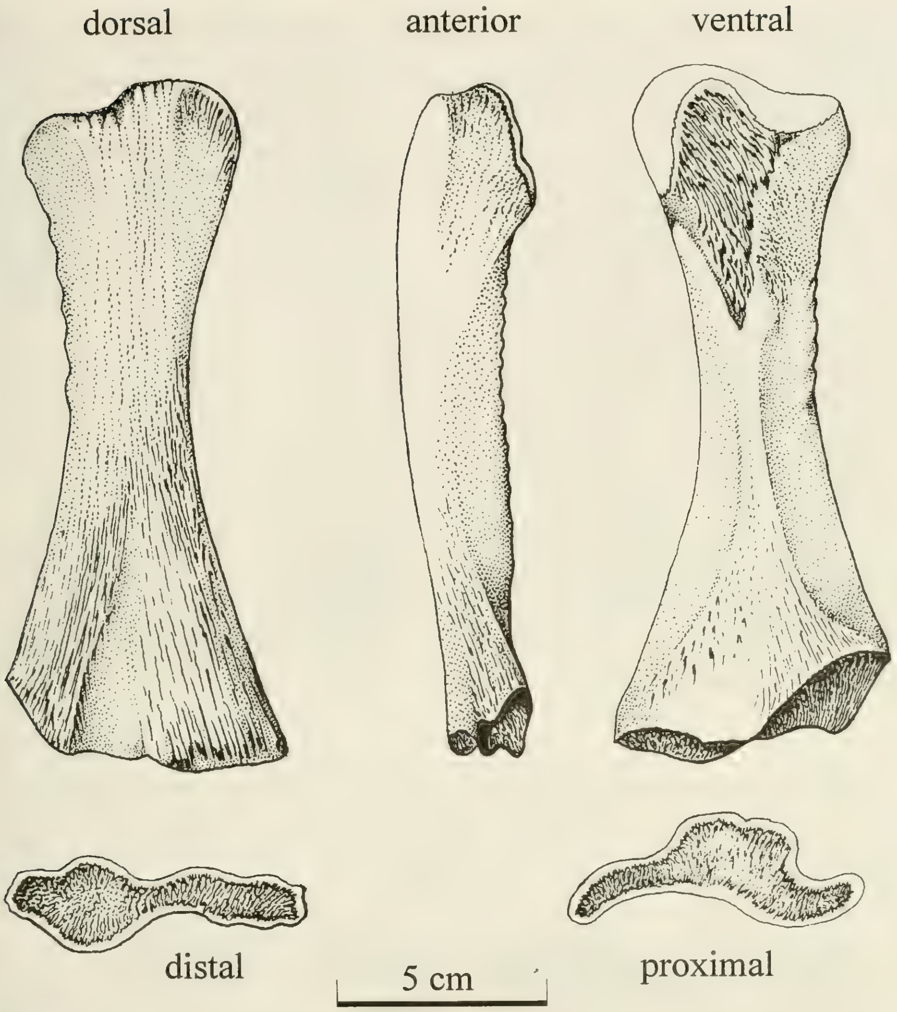


Fig. 47. The morphology of the femur in a medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus*, seen from different perspectives.

The proximal articular surface is an oval which is dorsoventrally compressed and anteriorly widened. The distal articular surface is vaulted in a convex manner, but of equal width throughout. The crest, as well as the depressions between the epicondyles and trochanters become very pronounced during ontogeny.

Lower leg

The lower leg of *Mastodonsaurus* is short and rudimentary. As far as can be gathered from comparisons, the lower leg bones have only half the length of the femur, which is itself a rather poorly developed element, as compared to *Eryops* (pers. exam.) or *Archeria* (Romer 1957) for instance.

The tibia has the following features, which are characteristic in many temnospondyls (fig. 48): (1) The proximal end is 1/3 wider than the distal end and two-headed in anterodorsal view, (2) the midline of the anterodorsal side is covered by a groove which broadens proximally and finally separates the two heads, (3) the medial margin is straight, whereas the lateral one curves towards the extended lateral head, and (4) the margins of the distal end are throughout raised and vaulted externally. The radius is slightly concave dorsally but clearly convex on its ventral side. In the latter the narrow distal end is almost two-headed. Otherwise the ventral side is entirely flat but covered by numerous parallel furrows. The dorsal surface is much smoother. Dorsally the surface is formed by a single column distally which bifurcates in the distal third of the longitudinal extension, and by then gives rise to two smaller, but more clearly established columns which finally form the proximal heads.

The fibula is longer than the tibia, but more simple in structure (fig. 48). It was described by Ochev (1972) and Howie (1970) in the only other well-known capitosaurs, and from observation of *Mastodonsaurus* little is to add. The distal head is broader and extended medially, where it gives rise to a prominent ridge that runs along the medial side of the element. The face of the distal head is compressed in the middle and of symmetrical appearance, markedly sloping medially.

In addition, the distal end is flat with a marked central elevation that bears a strong, sigmoidal tuberosity. Further proximally, the lateral half of the bone gives rise to a proximally widening ridge. The ventral-posterior surface is smooth and more clearly flattened than the opposite face, and the lateral margin is rounded and bears an additional tuberosity towards the proximal half of the bone.

Pes

Little can be fixed about the anatomy and size of the foot of *Mastodonsaurus giganteus*, for the only elements potentially belonging to it are two small elements found attached to a femur which were interpreted as metatarsals (Huene 1922). They do not differ in any feature from the better known metacarpals, so that a similar shape and perhaps size of the foot as the hand may be roughly estimated. In agreement with all knowledge on temno-spondyls, particularly actinodontids, the foot consists of five digits, of which the fourth is by far the longest – a condition not necessarily primitive for tetrapods, see the situation in *Archeria* (Romer 1957). The closest form to *Mastodonsaurus* of which complete foot skeletons are known is *Uranocentrodon senekalensis* (van Hoepen 1915). In this form, the pes has the following phalangeal formula: 2–3-3–4-3. This is in accordance with that of *Sclerocephalus* (Boy 1988), but is higher than in *Eryops* (Miner 1925: 2–3-3–3-3).

One additional, indirect evidence on the morphology and size of the pes is the structure and putative arrangement of the lower leg bones. The fact that the fibula widens distally suggests a broad tarsus, which would give a fairly large foot. Such a morphology is best known from *Archeria* (Romer 1957), which has, however, a much more developed lower leg than *Mastodonsaurus*.

The pelvic girdle as a whole

The contrast between the size and architecture of the anterior and posterior appendages is striking in *Mastodonsaurus*. The problem, however, is that there are no articulated specimens which would allow a direct comparison of the sizes of pectoral and pelvic limbs.

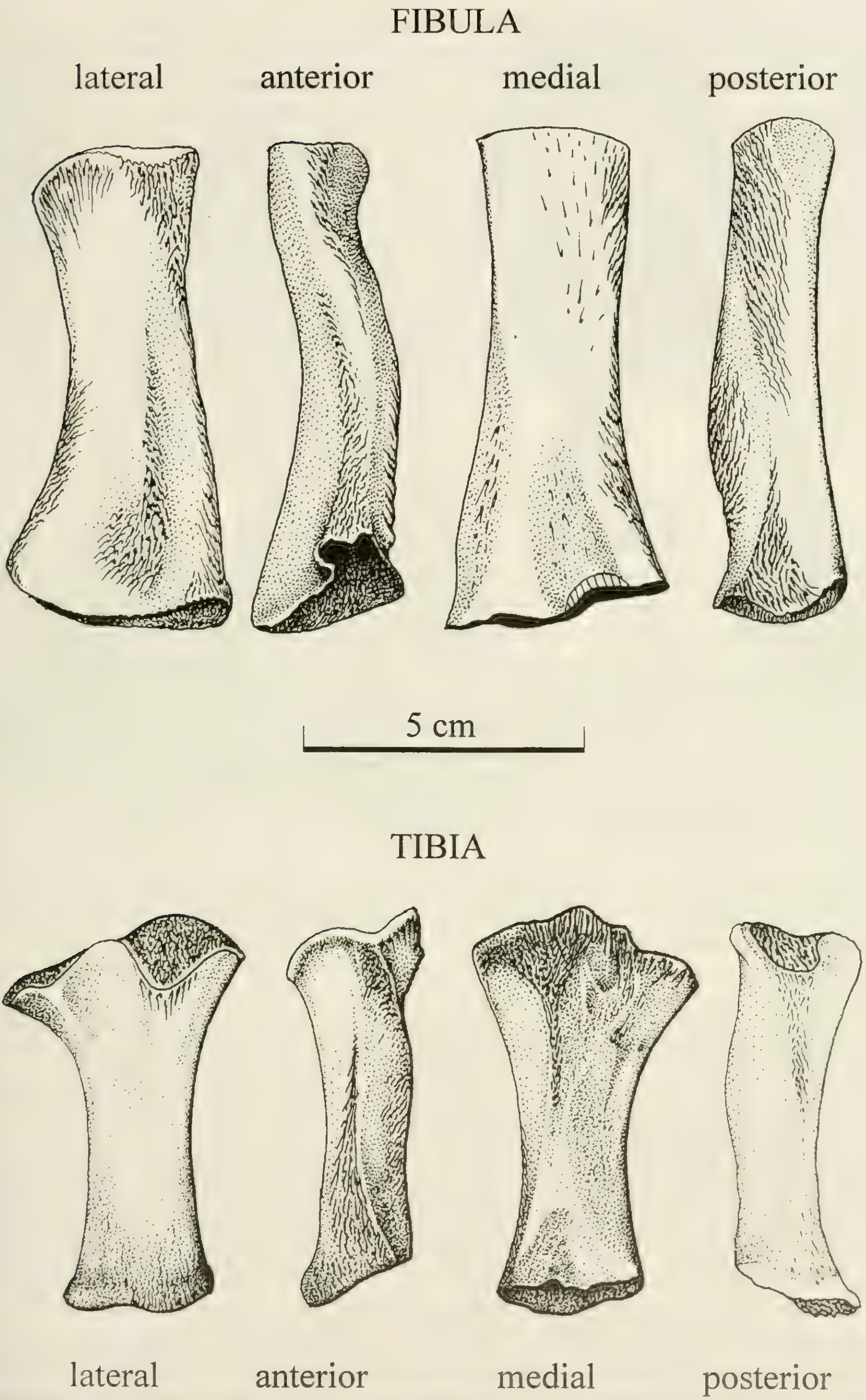

FIBULA
lateral
anterior
medial
posterior
5 cm
TIBIA
lateral
anterior
medial
posterior

Fig. 48. The lower leg in a medium-sized specimen of *Mastodonsaurus giganteus*. Above, fibula; below, tibia.

Whereas the shoulder girdle ossifies extensively both by dermal and replacement bone formation, the pelvis keeps an immature morphology and a low extent of ossification until late in development. The extent of the obviously late-ontogenetic ossification in the pubic region is not known, but the ischia still had a considerable amount of cartilage between them by that stage. The ilium strikes by its tininess and the low angle by which it attached to the rather moderately-sized sacral rib. There was apparently no significant growth change in the ilium, and its structure is very much as in *Eryosuchus* and differs from that of most other capitosaurs by being very narrow and straight. The entire pelvic region must have been much lower than the pectoral region and skull, a fact that underlines the already supposed flattened nature of the whole body. The hind limb was supported by a rather typical basal tetrapod femur, which however is only moderate in size. The lower leg was short and its bearers surprisingly undifferentiated, reaching only about half the length of the femur.

4. Reconstruction of skeleton

4.1. Introduction

The skeleton of *Mastodonsaurus giganteus* is the most excellently preserved and complete of all capitosaurs, and the magnificent material from Kupferzell certainly forms one of the most advantageous information sources for the reconstruction of a basal tetrapod. Especially temnospondyls, whose skulls are abundant from the Lower Carboniferous through the Upper Triassic, are a widespread group, and their occurrence in many terrestrial faunas indicates a predominant role in late Palaeozoic to early Mesozoic ecosystems. The skull finds are often beautifully preserved and reveal numerous data on the feeding apparatus of these early tetrapods. Yet without the knowledge of fairly complete skeletons ecological studies are utopical. Reconstructions of complete basal tetrapod skeletons are therefore one of the major goals in this field of palaeontological research.

The frequent lack of postcranial material in labyrinthodonts is probably related to the discrepancy between the heavy, well-ossified skulls and interclavicles and the rather feebly mineralised postcranial, especially axial skeleton. Certain terrestrial basal tetrapods possessed heavy axial skeletons and sometimes rigid dermal armour and are therefore relatively well known. Complete aquatic temnospondyls, on the other hand, are least represented in the fossil record. Exceptional are finds in lacustrine sediments of the Rotliegend (Lower Permian) in Central Europe (Saar-Nahe Basin, Thuringian Forest, Saxony, Podkrkonose Basin), where aquatic temnospondyls in great number and excellent preservation were excavated.

Descriptions of most Permo-Triassic labyrinthodonts have long seemed to entirely neglect postcranial material, and therefore reconstructions of whole skeletons remained few in number. There are no more than a dozen basal tetrapod species whose skeletons were tentatively restored. These are the stem-tetrapod *Ichthyostega* (Jarvik 1952, 1996), the stem amniotes *Eogyrinus* (Panchen 1972), *Seymouria* (White 1939), and *Kotlassia* (Bystrow 1944), the basal temnospondyls *Trimerorhachis* (Williston 1916) and *Dvinosaurus* (Bystrow 1938), the terrestrial temnospondyls *Eryops* (Miner 1925; Moulton 1974), *Cacops* (Williston 1910), *Trematops* (Case 1911), and *Micropholis* (Broili & Schroeder 1937a), and the aquatic temnospondyls *Sclerocephalus* (pectoral girdle: Meckert 1993) and *Paracyclotosaurus* (Watson 1958).

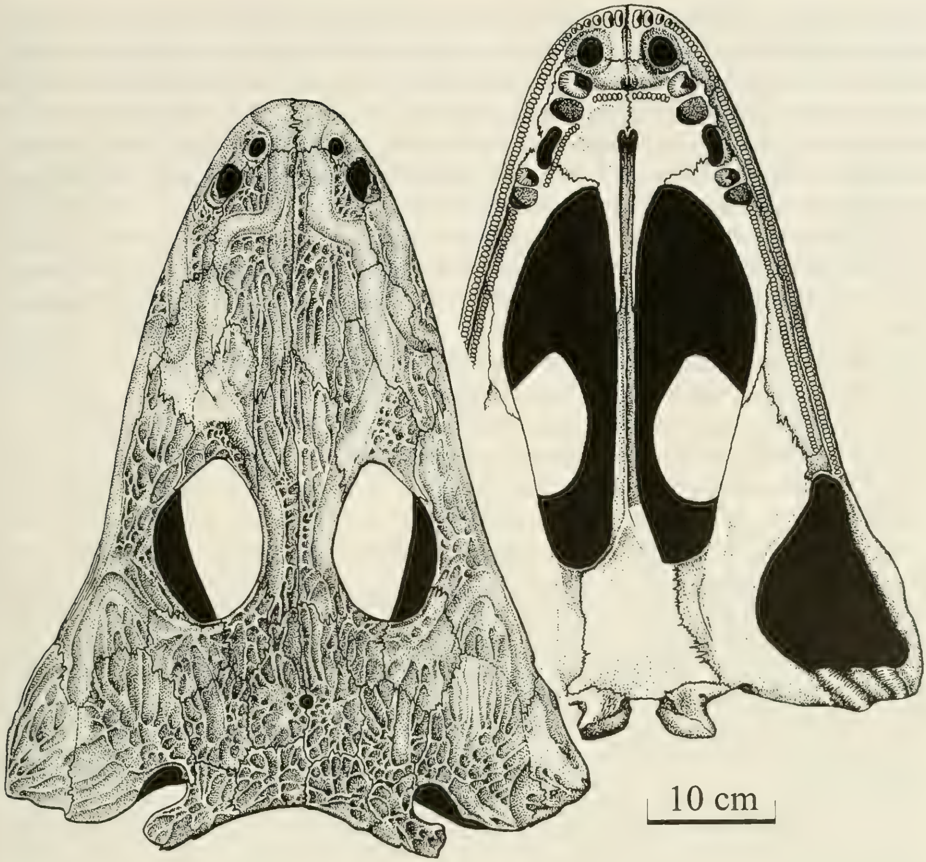


Fig. 49. The skull of *Mastodonsaurus giganteus* from dorsal and ventral sides, depicting the state of an almost uncrushed specimen (SMNS 54675; see also plate 2).

Most other reconstructions were largely carried out with one or several of the aforementioned results in mind, and a clear separation of the actual sources of information is only rarely maintained.

The following effort is an attempt to reconstruct the skeleton of the giant capitosauroid *Mastodonsaurus giganteus* for the first time. Until recently the scanty, only by its size intriguing material was little inviting, because the preservation of the old Lettenkohle material is far from optimal. However, the discovery, excavation, and metucolous preparation of *Mastodonsaurus* specimens from Kupferzell helped forming an ideal basis for such a task.

4.2. Problems and open questions

The extraordinary preservation of mastodonsaur skulls at Kupferzell may not readily appear to leave major questions open, yet there is a number of uncertainties. These result largely from differential effects of compaction on the skeleton, which is itself a consequence of differences in the solidity, fine structure, and composition of the various bones. Whereas the skull roof and palate are nearly threedimensionally preserved, the braincase, neural arches, and intercentra usually have suffered considerable deformation and fragmentation. Articulated specimens generally have undergone more modifications than isolated remains. In addition, the particular mode of preservation, such as the position (e.g. 'roof-up' or 'palate-up') may play a predominant role. The following problems emerge from the study of the preservational peculiarities of the Kupferzell and Gaildorf material.

1. The threedimensional structure of the mandible.
2. The structure of the occiput, and its articulation with the atlantal intercentrum.
3. The structure of the vertebral segment (intercentrum, neural arch, pleurocentrum).
4. The sequence of intercentra through the axial skeleton.
5. The sequence of rib types through the axial skeleton.
6. The structure, composition, and length of the tail.
7. The restoration of the appendicular skeleton.
8. The skeleton as a whole.

4.3. Lines of evidence

Information on the threedimensional arrangement of bones in a skeleton may be gathered by two direct and two indirect sources. These are the following:

A) Articulated specimens. Bones in their supposedly original setting often inform about the nature of contacts such as sutures, joints, or partial co-ossification. They bear, however, the disadvantage that the contact zones themselves cannot be studied, and therefore often the degree of preservational bias in the articulated specimen is difficult to assess.

B) Articulation facets and other direct osteological markers complementarily inform about the anatomy of bone contacts, and only from these reasonable guesses can be made on which arrangement was the most likely. This procedure involves at least partial restoration of units of the skeleton.

C) Spatial constraints are a more general and rough means to assess the limitations on the manifold thinkable arrangements of parts of a skeleton. They become important whenever more direct osteological indicators are lacking.

D) A phylogenetic bracket (WITMER 1995) may sometimes be a means to restore certain arrangements which are badly preserved in a particular species, but well known in others. Given that the phylogenetic position of the species under study can be reasonably determined, ground-plan reconstruction may help deciding which architectural type may have been present. This is of course only possible when the architectural types vary in such a way among the taxa that ancestral and derived states can be determined at all.

In the following discussion of the aforementioned problems the sources of information are throughout indicated.

4.4. Reconstruction

4.4.1. Threedimensional structure of the mandible

Although the structure of the mandible is preserved in great detail, the threedimen-sional arrangement of the bones and the orientation of the lower jaw as a whole is distorted in many specimens. The anterior portion of the mandible is frequently rotated into a more shallow plane towards the symphysis. In addition, the regions of the Meckelian window, adductor chamber, and hamate process are often crushed and/or flattened. Moreover, the postglenoid area sometimes is laterally compressed.

The first important question is that regarding the original shape of the mandible in the distorted and fragmented regions. There are few isolated mandible specimens in which the adductor chamber is not crushed and the fenestra Meckeli is completely preserved. These demonstrate that the adductor chamber was relatively wide, especially posteriorly, resulting in a convex lingual surface of the elements (prearticular, angular). The following problems remain, resulting from the exposed position of the regions: (1) The hamate process is markedly inclined labially, resulting in an obliquely orientated glenoid facet. (2) In most specimens the proper glenoid area is distinctly shortened and sagittally somewhat elongated. In both cases the original condition can be reconstructed relatively precisely by the morphology of the quadrate trochlea; this structure is practically never deformed because of its massiveness. (3) The postglenoid area is often laterally compressed, which is indicated by a strongly narrowed glenoid facet and unusually high and fragmented lingual crest. Reconstruction relies on well-preserved specimens with wider postglenoid areas and uncrushed margins. The morphology of this region is, however, variable in many aspects which are not affected by compaction. Thus reconstruction remains difficult here. (4) The adductor chamber is frequently considerably deformed, which affects both the shape of the adductor window and the thin lingual wall of the chamber. The latter is, however, known nearly uncrushed from three articulated specimens, wherefrom it is apparent that it was markedly convex. The deformation of the adductor window largely results from a crushing of the lingual frame (formed by the coronoid and prearticular). Isolated finds of coronoids help restoring this region: the coronoid curves markedly laterally at the anterior, pointed end of the adductor window, converging towards the sagittal tooth arcade of dentary and coronoid.

A more difficult problem is that of the orientation of the mandible with respect to the skull. The dental tooth arcade suggests that the deep, laterally flattened anterior part of the mandible lays in a near-vertical plane. The orientation of the dentary teeth is well constrained by the narrow slit in the upper jaw (between maxilla and palatine and ectopterygoid) into which they fit. As in undistorted skulls, the upper tooth rows are strictly parallel and point straight ventrally, not much variation in the direction of the dentary teeth is possible. Furthermore, as the dentary teeth are largely straight and lie in the same plane as the whole bones of the mandible, the general orientation of the latter must have been also nearly vertical. The reconstruction finally reveals that the mandible in articulation was slightly wider than the skull at its narrowest point, lateral to the orbit. The cranium of *Mastodonsaurus* thus formed a nearly perfect triangle in life.

4.4.2. The structure of the occiput and its articulation with the atlas

The occiput is the most problematic region in the cranium of *Mastodonsaurus*, as well as in many other large temnospondyls. Despite of the largely flattened skulls of these forms the occiput was often relatively high, a fact which became apparent only by rare finds of nearly uncrushed skulls. The long-believed general tendency of actinodontid temnospondyls to successively flatten their occiputs through the Permo-Triassic (Watson 1919, 1951) is in fact much more difficult to assess, now that threedimensionally preserved skulls are available for a variety of taxa. A good example is *Cyclotosaurus hemprichi* (Kuhn 1942) which has an occiput nearly as high as that of most other taxa. The generally believed characteristic of *Cyclotosaurus robustus*, the most extremely flattened occiput among the Capitosauridae, is also a matter of revision. New threedimensional finds from the Lower Stubensandstein show that this species had a fairly high occiput (Schoch submitted 1). Finally, *Mastodonsaurus giganteus* now turns out to be another such case: one specimen out of the Kupferzell sample has a nearly uncrushed occiput (SMNS 54675) in which also a complete endocranium is preserved (fig. 49).

The following regions of the occiput of *Mastodonsaurus* are affected by compaction even in the best-preserved specimens.

1. Processus paroticus (tabular, exoccipital).
2. Columna verticalis (postparietal, exoccipital).
3. Condylus exoccipitalis.

The structure of the atlanto-occipital articulation was such that the strongly concave and bilobed atlantal facets faced anterodorsally. This is evident from the structure of the atlas, which is much longer ventrally than dorsally, and irrespective of distortion has an anteroventrally sloping anterior face. Well-preserved occiputs have occipital condyles which face slightly posteroventrally. It thus appears that the design of the atlanto-occipital articulation favoured an elevation of the skull rather than a depression. This is particularly interesting as both possibilities might be theoretically conceiveable (see Erdmann & Cundall 1984 on *Amphiuma tridactylum*).

4.4.3. Structure of the vertebral segment

The presacral vertebrae of *Mastodonsaurus* consist throughout of three components per segment: the intercentrum, neural arch, and pleurocentrum (fig. 33). The peculiar structure of the capitosauroid vertebral segment has long been referred to as stereospondylous, a term coined by Zittel (1887). The greek term is a composite of stéreos (massive) and spondylé (vertebra), and must be viewed in a relative sense, compared to other temnospondyls. Fraas (1889), who referred to the mastodonsaurid vertebrae from the Gaildorf locality, adopted this expression. Watson (1919) identified the massive central element in the axial skeletons of *Mastodonsaurus* and *Metoposaurus* as intercentrum and demonstrated that it can be readily derived from the intercentrum of Permian rhachitomes such as *Eryops*. The composition of the vertebral segment, such as described by Plieninger (1844) and Fraas (1889) for *Mastodonsaurus*, was often cited and figured, although its morphology was not that well understood. Plieninger (1844) figured a fragmentary vertebral column of a small temnospondyl specimen which he identified as juvenile *Mastodonsaurus*. This specimen shows pleurocentra and an overall typically rhachitomous structure; an assignment to a particular group is, however, not possible (Huene 1922: 427). Fraas (1889: 83) was inclined to assume pleurocentral ossifications in the posterior part of the trunk, emphasising the decreasing amount of bone in the intercentrum. He also referred to a fragmentary find of uncertain affinity in which pleurocentra are present. Huene (1922) on the other hand, the last to describe certain aspects of vertebral anatomy in *Mastodonsaurus giganteus*, did not find any evidence for pleurocentra.

The transverse processes of the typical "rhachitomous" temnospondyls, such as *Trimerorhachis*, *Eryops*, *Sclerocephalus*, or *Archegosaurus*, are relatively short and directed posterolaterally. Their diapophyses are long-oval and obliquely orientated, allowing the rib only to run very close to the long axis of the trunk. The capitulum is small and nearly confluent with the tuberculum; the parapophysis is consequently very small. In capitosaurs, especially in large-growing genera such as *Eryosuchus*, *Mastodonsaurus*, *Paracyclotosaurus*, and *Parotosuchus pronus*, the transverse processes are long and the tuberculum thus much larger than in the aforementioned genera. The capitulum is much larger and the ribs are very clearly two-headed. The orientation of the ribs must have been different to that of the "rhachitomes": they run more clearly in lateral direction and were much longer, with a marked bending point at about midlength, which contours the shape of a markedly broader and flattened trunk. The gross morphology of the capitosauroid trunk is therefore stout, best compared to the appearance of a large cryptobranchid specimen (e.g. *Andrias japonicus*).

The neural spines are throughout very low in capitosaurs. This is either a result of imperfect ossification, such as the morphology of the neural arches in *Benthosuchus* or *Parotosuchus pronus* suggest, in which case a cartilaginous dorsal continuation cannot be ruled out.

The massive pleurocentra, which nearly completely fill the gap between two successive intercentra, are attached to the posterior and ventral side of the transverse processes. This is a condition found in *Eryops* for instance, and it similarly occurs in *Platyoposaurus* (Bystrow & Efremov 1940). As these authors noted, a general tendency in old specimens is the synostosis of intercentrum and pleurocentrum, as exemplified in *Dvinosaurus* and *Platyoposaurus*. They considered this tendency to be one among four possible ways by which stereospondylous intercentra may have been formed in evolution. The condition in *Benthosuchus* and *Wetlugasaurus*, namely a loss of an ossified pleurocentrum, for a long time appeared to be the typical condition of Triassic 'stereospondylous' temnospondyls.

The study of the structure of the vertebral segment in *Mastodonsaurus* hence reveals that basically the rhachitomous architecture is retained. The particular, but not unique condition found in *Mastodonsaurus* is the great height and overall massiveness of the intercentrum. Whereas there are clear differences to the intercentra of metoposaurids (cf. Sawin 1945; Colbert & Imbrie 1956), those of *Eryosuchus* are well compared to those of *Mastodonsaurus* and in fact the most similar among capitosaurs.

4.4.4. The sequence of intercentra through the axial skeleton

Plieninger (1844), Fraas (1889), Watson (1919) and most recently Huene (1922) commented on the structure and composition of the presacral vertebral column. Huene arranged a series of 28 intercentra according to the articulated specimen formerly described by Plieninger, and in particular emphasized that there is a marked height decrease through the sequence. Although his figure is much generalised and schematic, the general arrangement is corroborated by the present re-investigation.

There are several independent sources for the reconstruction of this sequence:

1. The articulated specimens described by Meyer & Plieninger (1844), and new finds from Kupferzell.

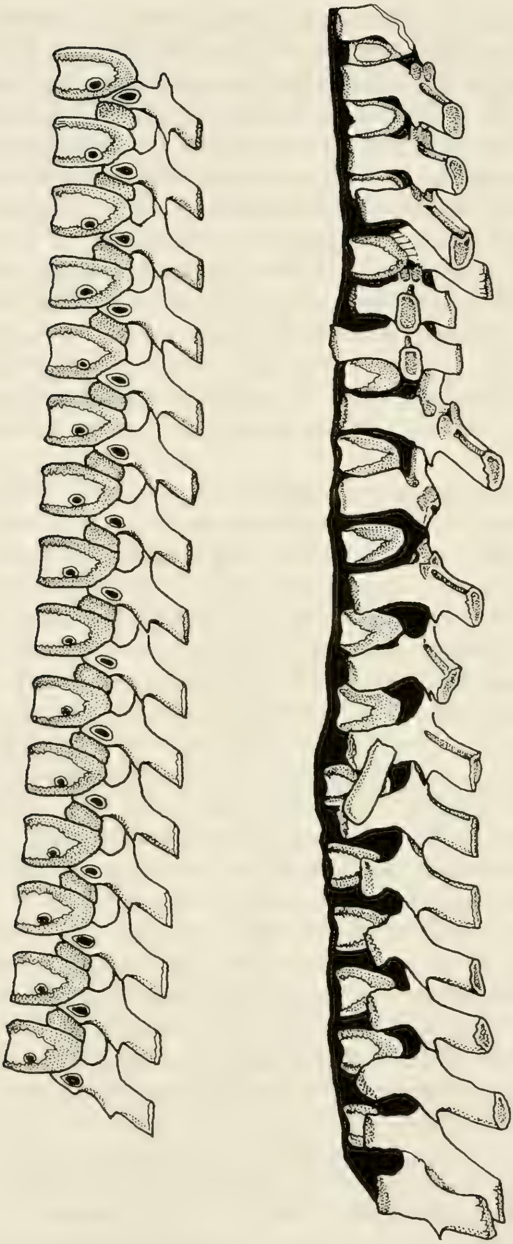


Fig. 50. Vertebral column of *Mastodonsaurus giganteus* from the alum shale at Gaildorf (SMNS 4698). Right, original in dorsolateral view; left, reconstruction of the preserved sequence of intercentra and neural arches. The height of the processus spinosi remains almost constant.

2. Relative height of the intercentra decreases caudally.

3. Degree of closure of the chorda foramen decreases, and the intercentra loose successively contact to both the pleurocentra and the neural arch.

4. The transverse breadth of ventral part decreases, and the ventral side possesses marked depressions and lateral constrictions.

The articulated finds clearly lead to the concept that the height of the intercentra first increases (from the axis through the fifth vertebra), then keeps a rather similar height up to the 22nd presacral, and then again decreases to the 27th which has an open chorda incisure instead of a foramen (figs. 30, 50). In the near-articulated specimen from Kupferzell (SMNS 80913) the last six intercentra clearly differ among each other so significantly that a definite sequence can be established according to the criteria mentioned before.

4.4.5. The sequence of rib types through the axial skeleton

The proper assignment of the various ribs with particular vertebrae poses more problems than that of the intercentra, and it cannot be ultimately resolved for all regions. All authors so far failed to establish such a series, and the reasons have to be sought entirely with the poverty of the disarticulated rib material from the Gaildorf and other Alaunschiefer localities.

The following criteria appear to be correlated with the relative position of the ribs:

1. Rib length distal to the ventral bending point.
2. Presence and morphology of proximal and distal uncinate processes.
3. Degree of separation and morphology of capitulum and tuberculum.
4. Morphology of distal rib shaft.
5. Length of the portion proximal to the bending point.
6. Morphology and distance of diapophysis and parapophysis.

In the axis, the diapophyses and parapophyses are nearest and of almost round shape. The corresponding rib (A), whose head approaches most closely this structure, is fairly long yet little differentiated as compared to other anterior trunk ribs. The following ribs are very similar in the morphology of their heads, such as the di- and parapophyses of the corresponding vertebrae are. Instead of establishing a detailed and speculative sequence, I should like to rather grossly arrange the rib types according to: (1) the length of the distal shaft (the longer the more anterior), (2) the size of the distal uncinate process (the larger the more anterior), and (3) the position of the distal uncinate process relative to the distal end (the more distal the more anterior). The length of the proximal rib portion (i.e. proximal to the bending point) is throughout the same for the anterior ribs. According to this scheme, the proximal shaft which bears the proximal uncinate process decreases in thickness caudally, and the region is less differentiate, especially in lacking the various additional crests which are characteristic of the posterodorsal side of the anteriormost trunk ribs. At the prominent bending point the ribs usually turn at an angle of 50–55° ventrally, thus paralleling the supposed body outline. According to this evidence, the anterior trunk region was much flattened (Watson 1958), with a transversely long-oval, dorsally compressed transsectional area.

Further posterior (at about the 8th or 10th vertebral position) first the proximal and then the distal uncinate processes disappear. The former are borne by a crest on the dorsoposterior side of the rib and may persist eventually in a rudimentary state up to the sacrum, which is a matter of individual variation. The latter, throughout found distal to the bending point, disappear fairly soon, which gives the rib a much more slender appearance. The distance between capitulum and tuberculum increases in these vertebrae, indicating a distally extended neural arch. The bending point of the ribs has disappeared, resulting from the smaller length of the ribs in which this distal point is simply not reached. The articulation facet of the tuberculum is also much extended, and by its structure reveals a very tight fitting of rib and vertebra.

The next series of trunk ribs (15–20) are both shorter and more slender, with uncinate processes almost lacking. The head region is, however, similar to that of more anterior ribs, and it differs from the somewhat similarly shaped tail ribs foremost by the well-differentiated tuberculum and capitulum. The distal end and shaft are much thinner than in the aforementioned rib types.

Finally, the last presacral ribs tend to differentiate again, develop uncinate processes and a rather flat, proximal region. The articulation facets for the vertebra have also changed substantially: capitulum and tuberculum have become increasingly similar to each other, and strongly suggest that the length of the transverse processes is also reduced. The proximal portion, distal to the immediate rib head region, is flattened and bears numerous crests and bosses respectively. The last three rib types are very similar in head structure to the sacral rib, which is not significantly larger than the more anterior ones.

4.4.6. Structure and length of the tail

The caudal skeleton, as far as can be concluded from available remains, is moderately large and has a massive base with a relatively high number of caudal ribs and haemal arches (fig. 51). Both of the latter data indicate the presence of a transversely deep and not too short caudal skeleton. There are at least 8 caudal ribs, as suggested by both partially articulated material and the diversity of caudal parapophyses. The haemal arches are found from the fifth or sixth caudal backwards, but their length is uncertain. The presence of caudal ribs and haemal arches suggests that the anterior portion of the tail had a large cross-sectional area. The known tail skeleton in the largest specimen has a length of 50 cm, with the last vertebra being rib-bearing, haemal arch-bearing, and still well differentiated. A posterior continuation of the tail is hence obvious. Modest estimation, derived from an extrapolation of the direct data on the height and diameter of the last definitely known tail segment, gives a tail of about 140 cm length. The entire animal, to which the giant specimen belonged, consequently must have been slightly longer than 5 m. An estimation which draws data from other capitosaurs into consideration, arrives at a very similar result: if the pro-

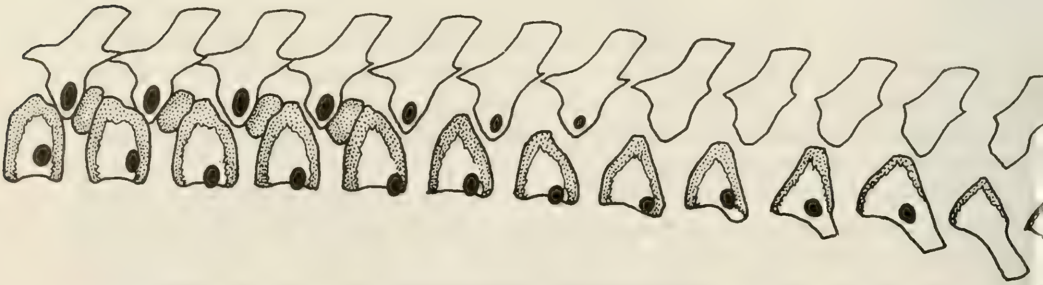


Fig. 51. Reconstruction of the caudal skeleton in *Mastodonsaurus giganteus*, based on isolated caudal intercentra and indirect evidence from closely related genera.

portions of *Paracyclotosaurus davidi* are taken as additional guide, a head-to-tail length of nearly 5 m is obtained. Finds of mastodonsaur tusk, exceeding the size of those of the giant specimen by far, suggest the presence of much larger animals in both Kupferzell and Gaildorf localities. JAEGER's original specimen, SMNS 55911, is in fact the largest amphibian tooth ever reported on, and tentative estimation would give an animal of nearly 6 m length.

4.4.7. Appendicular skeleton

The posture of the fore limb is constrained by the geometry and topography of the articulation facets, which are generally relatively well ossified, though obviously were covered by cartilaginous caps. The glenoid faces laterally and posterolaterally, whatever orientation of the scapula is preferred (fig. 52). There is, however, little doubt that the scapula faced rather steeply upwards, as results from all attempts to fit the scapulocoracoid, cleithrum, and clavicula together. The massiveness and rigidity of the latter suggest that most specimens are undistorted in that region, and the minimal number and amount of fractures agrees with this. The structure of the glenoid thus permits a posture in which the humerus directed strictly laterally, and rotation along the head of the latter would bring it into a more posteriorly directed position. Other movements, such as a foreward rotation of the humerus, appear to be strongly constrained by the glenoid and largeley impossible. On the other hand, a vertical rotation of the humerus around a sagittal axis, such as to lift the body, cannot be ruled out.

The orientation of the antebrachium towards the humerus is constrained by the morphology of the ectepicondyle in particular (fig. 52). This faces entirely to the side, permitting only a lateral articulation of the radius. The posture must consequently have been a sprawling one, with the arms held straight to the side and only minimally to the back, and the forearms facing to the side rather than the front as in *Eryops*, *Sclerocephalus*, *Archeria*, and *Proterogyrinus*. In old specimens the proximal articulation facet extends both to the side and ventrally, and in addition the convexity increases, so that the angle of rotation with maintained bone contact is larger than in smaller specimens.

The attachment of the ilium to the sacral rib is indicated by a triangular rugose and sculptured area, which in some specimens neatly mirrors the shape of the dorsal iliadic end (figs. 37, 46). As the orientation of the sacral rib with respect to the axial skeleton can be ascertained by the structure of the diapophysis and parapophysis, the distance between the acetabula and hence the width of the body in the sacralregion can be estimated. The depth of the body at this level is given by the length of the ilium and ischium, but ventral to the latter a considerable amount of cartilage may be presumed. Hence there is doubt about this measure, although by any assumption one arrives at a narrow and very shallow posterior trunk. The hind limb was according to all evidence similar to that of other large temnospondyls, such as *Sclerocephalus* and *Uranocentrodon*, with the difference that it was proportionately smaller and in particular also absolutely smaller and slenderer than the fore limb.

4.4.8. The skeleton as a whole

The proportions of the postcranial skeleton of *Mastodonsaurus giganteus* have been a major point of discussion for more than 150 years. In fact, only the combina-

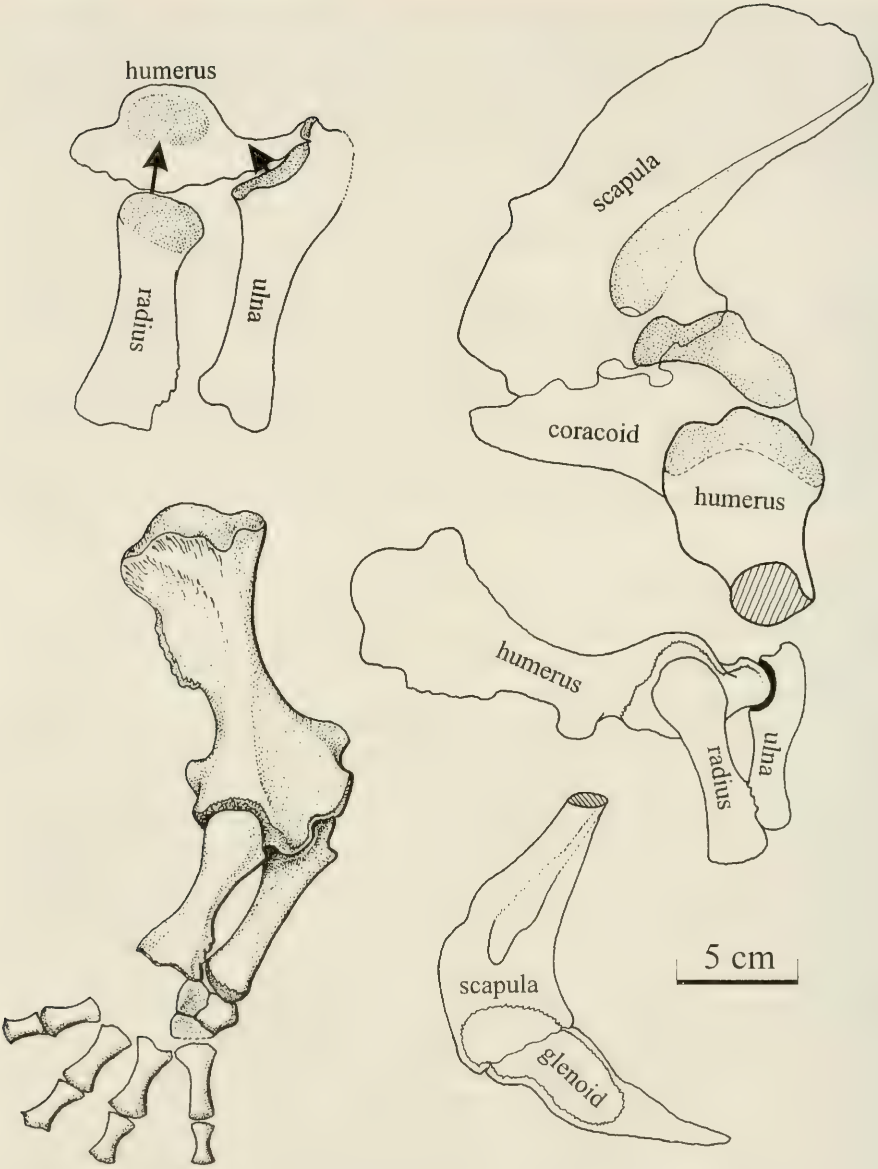

humerus
radius
ulna
scapula
coracoid
humerus
humerus
radius
ulna
5 cm
scapula
glenoid

Fig. 52. The structure and articulations of the pectoral girdle and fore limb in *Mastodonsaurus giganteus.*

tion of knowledge gathered from the two main samples, the old from Gaildorf and the new from Kupferzell, provides sufficient data to reconstruct the skeleton as a whole. Both sources are equally important.

The articulated Gaildorf material originally consisted of two long vertebral columns (SMNS: MEYER & PLIENINGER 1844; HUENE 1922) and various additional specimens of fragments of the presacral skeleton (SMNS 4698, GPIT 1804).

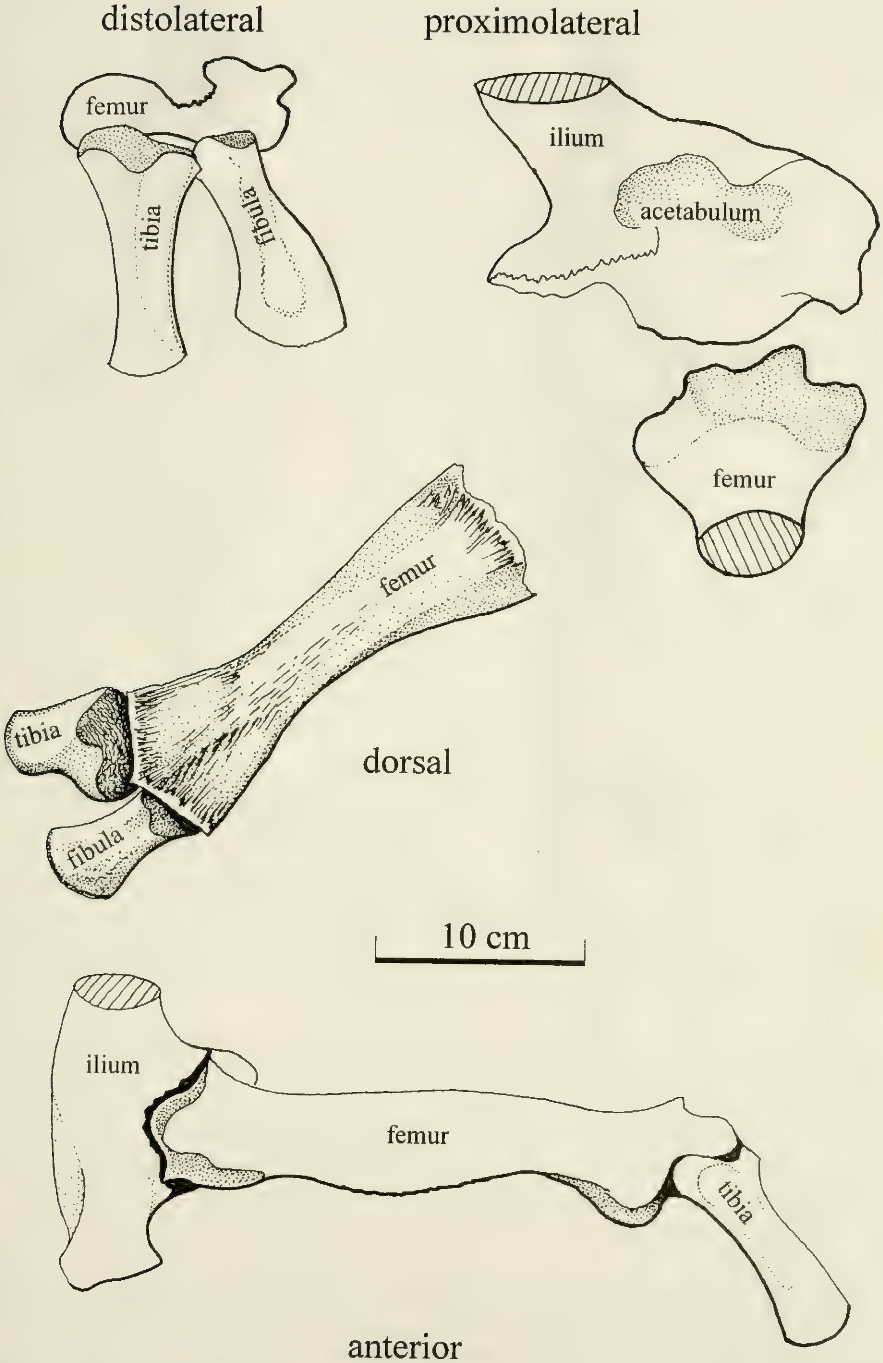

distolateral
proximolateral
femur
tibia
fibula
ilium
acetabulum
femur
femur
tibia
fibula
dorsal
10 cm
ilium
femur
tibia
anterior

Fig. 53. The structure and articulations of the pelvic girdle and hind limb in *Mastodonsaurus giganteus*.

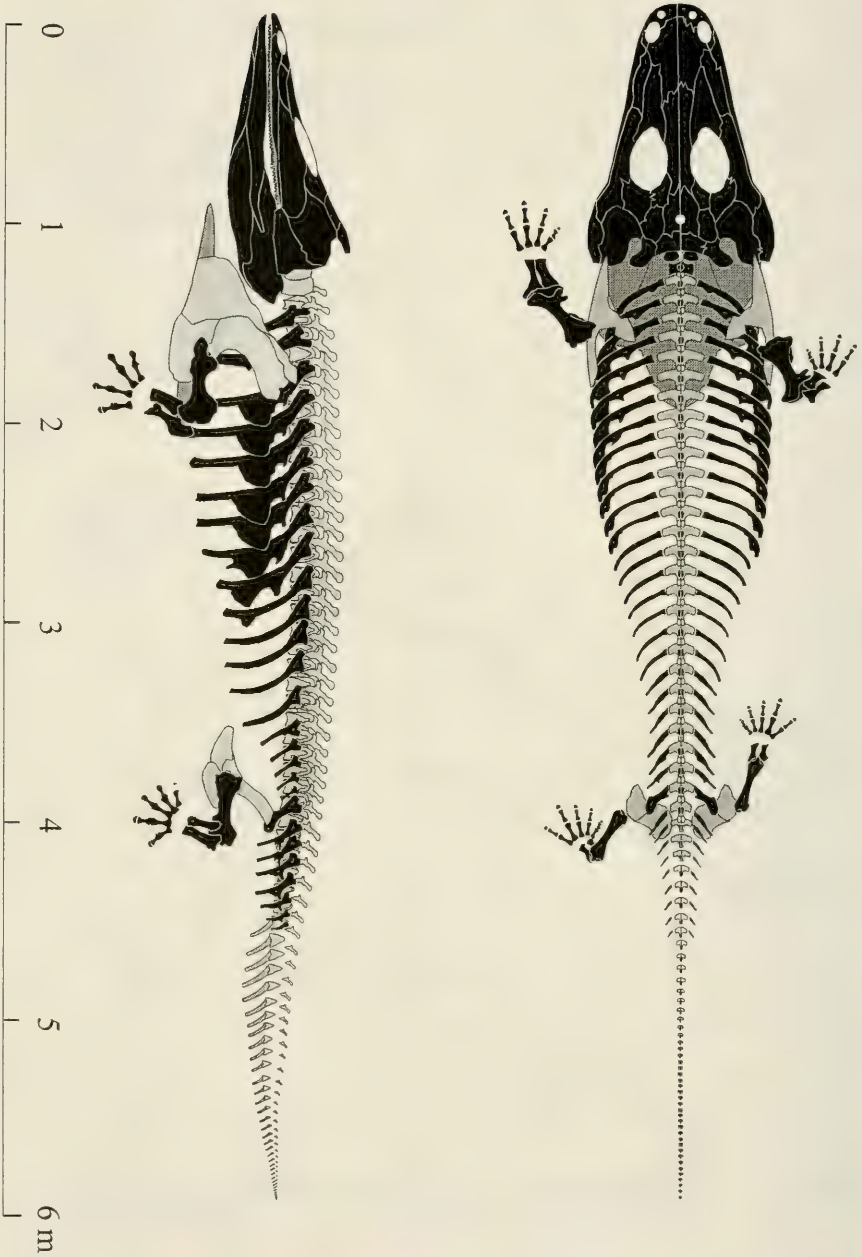


Fig. 54. The complete skeleton of a large specimen of *Mastodonsaurus giganteus* from two perspectives. Reconstruction based on numerous observations mentioned in the text. The skeleton is markedly stouter and broader than that of primitive temnospondyls, and the trunk is flattened dorsoventrally. While the length of the trunk is given by articulated specimens and the spatial relations of the vertebrae and ribs, the tail is of unknown length. The figured caudal skeleton depicts the minimal size, which results from the diversity of vertebral and rib types in the tail.

The trunk of *Mastodonsaurus giganteus* is almost exactly two times longer than the skull roof (fig. 54). This proportion can be derived from several independent lines of direct evidence, and it corresponds well with the structure of other capitosaur trunks (*Uranocentrodon*: VAN HOEPEN 1915, *Paracyclotosaurus*: WATSON 1958, *Eryosuchus*: OCHEV 1972, *Metoposaurus*: DUTUIT 1976). The greatest resemblance in trunk proportion is between *Mastodonsaurus* and *Paracyclotosaurus*. The lines of evidence supporting this reconstruction are as follows.

(1) The complete articulated specimen from Gaildorf (SMNS 4707, see MEYER & PLIENINGER 1844; FRAAS 1889; HUENE 1922) encompasses the complete skull (74 cm), the presacral column (145 cm), and parts of the appendicular skeleton (humerus: 24 cm). The length of the presacral column is a minimal measurement, given that the last preserved vertebra (the 28th) actually is the sacral.

(2) The incomplete articulated specimen from Gaildorf (SMNS 4698) in which 20 vertebrae are preserved in tight articulation. The size of the vertebrae is nearly the same as that of (1). The column is bent to give a dorsally concave line. The length of a vertebral segment was measured and counted to 28, which gave a presacral length of 145 cm. This result matches very precisely with the result of (1). Size and length of the vertebral centra is nearly similar throughout the presacral column, which is known from (1) and (3).

(3) A specimen from Kupferzell, including a fragmentary skull (75 cm) and 28 vertebral centra (SMNS 80913). The latter were found partially disarticulated, but closely associated with the skull. The last vertebra is crescent-shaped and dorsally with an open chordal incisure. Arranged in a sequence, with distances allowing articulation of proportionately matching neural arches, the trunk will have a length of between 135 and 145 cm, thus giving a trunk nearly two times longer than the skull.

(4) A giant specimen from Kupferzell with a partial skull (fragments of palate and two complete mandibles), 35 intercentra, numerous fragments of neural arches, and a large number of morphologically diverse ribs (SMNS 81310). The skull was about 125 cm long (mandibles: 140 cm), the arrangement of 28 presacral vertebrae (in the way explained before) gives a length of 240 cm. As all intercentra are strongly affected by compaction, their length must be estimated, comparing them to uncrushed specimens of similar size. This specimen is particularly important, as it has a series of definitely articulated caudal intercentra, and a variety of associated trunk and tail ribs.

In sum, reconstruction of trunk proportions relies on the articulated Gaildorf material to (1) estimate the length of an average vertebral segment, (2) count the minimal number of presacral vertebrae, and (3) study the variation in structure and proportions of vertebral segments according to their positions within the column. The results of (3) help correcting an oversimplified estimation gained from (1).

The presacral count of *Mastodonsaurus giganteus* is suggested by (a) the first Gaildorf specimen (MEYER & PLIENINGER 1844), (b) the giant Kupferzell specimen (SMNS 81310), and (c) phylogenetic ground-plan reconstruction. The latter relies on data from *Uranocentrodon senekalensis* (VAN HOEPEN 1915; HUENE 1956: 28 presacrals) and *Paracyclotosaurus davidi* (WATSON 1958: 28 presacrals).

The tail of *Mastodonsaurus* was, for the reasons mentioned and discussed before, much longer than previously considered by certain authors (figs. 51, 55). Although the general morphology of caudal skeletons in capitosaurs is rather well understood, complete finds are extremely rare. *Paracyclotosaurus davidi* is the only find known in which the tail is completely preserved (WATSON 1958). As both the structure and length of the presacral skeleton and the morphology of the tail base are very similar in *Mastodonsaurus*, and especially the proportions with respect to the cranium, I conclude that the tail of the latter was very likely to be slightly shorter or as long as the skull, which would mean a length of about a metre in a large specimen.

In conclusion, the general appearance of the skeleton of *Mastodonsaurus giganteus* comes very close to that of other large capitosaurs and related genera (fig. 55). Keeping the numerous and far-reaching anatomical differences in mind, the overall resemblance to a crocodile is compelling. This has been stressed numerous times (starting with MEYER & PLIENINGER 1844), but is certainly not a fortunate comparison. The extremely flattened and platybasic skull and especially the large degree of flattening in the trunk are striking features of capitosaur body architecture. The bodily appearance of *Mastodonsaurus giganteus* is much better and physiologically more reasonably compared to that of the largest specimens of the Japanese Giant Salamander, *Andrias japonicus*, with the exception that capitosaur skull design bears many plesiomorphic features not found in extant groups. Among urodeles, *Amphiuma tridactylum* resembles *Mastodonsaurus* most closely in the appearance of the skull, both by its narrow outline and the exceptionally high degree of ossification. The flatness of body architecture is a very frequent, if not general phenomenon among the largest species of Recent lissamphibians, with such different forms as *Conraua goliath* (the West African Goliath Frog), the cryptobranchid *Andrias japonicus* (The Japanese Giant Salamander), and *Dicamptodon ensatus* (The Pacific or Marbled Giant Salamander).

Acknowledgments

I am much indebted to RUPERT WILD for his generous offer to work on the excellent material of *Mastodonsaurus*, which he excavated personally and in concert with a large field party of the SMNS in 1977. I profited much from his experience with this material, which permitted me to finish work within a reasonable time range. My supervisors, WOLF-ERNST REIF and FRANK WESTPHAL, encouraged and supported me throughout. Their generosity, open-mindedness, and patience set the frame for my dissertation, and their critique and methodical concepts guided me in giving shape to this project. JÜRGEN BOY provided both thorough critique and encouragement from an early stage on; long ago, his work first attracted my interest in this particular field.

I thank the following people for first-hand information, valuable critique and lively discussions: A. BARTHOLOMÄ, G. BECHLY, C. BELL, R. BOETTCHER, J. A. CLACK, R. DAMIANI, E. FREY, D. GOWER, H. HAGDORN, E. P. J. HEIZMANN, W. KUGLER, M. W. MAISCH, A. T. MATZKE, A. R. MILNER, K. PADIAN, B. S. RUBIDGE, M. A. SHISHKIN, S. V. SMIRNOV, M. URLICHS, D. B. WAKE, M. H. WAKE, A. A. WARREN, E. WEBER, H. WEBER, J. G. WEGELE, S. P. WELLES, R. WERNEBURG, and A. YATES. In technical problems, N. ADORF, W. GERBER, A. LEHMKUHL, and T. RATHGEBER were very helpful on various occasions. I thank A. CHINSAMY, E. GAFFNEY, M. GOODWIN, Y. GUBIN, P. HOLROYD, I. NOVIKOV, M. RAATH, M. A. SHISHKIN, and R. WILD for allowing me to study specimens under their care. I especially want to thank G. BLOOS for very thoroughly reading and extensively commenting on this paper, which helped much to improve it.

This work forms part of a dissertation in Vertebrate Palaeontology, which was supported by several organizations. I thank the Graduiertenförderung, DAAD, and Friedrich-von-Alberti-Stiftung for financial support, and H. HAGDORN, W. MAIER, V. MOSBRUGGER, W.-E. REIF, M. URLICHS, F. WESTPHAL and R. WILD for their engagement in this respect.

6. References

Alberti, F. v. (1834): Beitrag zu einer Monographie des Bunten Sandsteins, Muschelkalks und Keupers, und die Verbindung dieser Gebilde zu einer Formation. 368 pp., Stuttgart & Tübingen (Cotta).

– (1864): Überblick über die Trias, mit Berücksichtigung ihres Vorkommens in den Alpen. 353 pp., 7 pls.; Stuttgart (Cotta).

Beaumont, E. (1977): Cranial morphology of the Loxommatidae (Amphibia: Labyrinthodontia). – Phil. Trans. royal Soc. London, **280**: 29–101; London.

Bolt, J.R. & Lombard, R.E. (1985): Evolution of the amphibian tympanic ear and the origin of frogs. – Biol. J. Linn. Soc., **24**: 83–99; London.

– (1992): Nature and quality of the fossil evidence for otic evolution in early tetrapods. – *In*: Webster, D.B., Fay, R.R. & Popper, A.N. (eds.): The evolutionary biology of hearing, 377–403; New York & Berlin (Springer).

Bonaparte, J.F. (1963): *Promastodonsaurus bellmanni* n.g. et n.sp., capitosaurido del triasico medio de Argentina (Stereospondyli – Capitosauroidea). – Ameghiniana, **3**: 67–78; La Plata.

Boy, J.A. (1971): Ein bemerkenswerter Schädelrest eines unterpermischen Labyrinthodontiers aus dem Saargebiet. – Abh. Hess. L.-Amt Bodenforsch., **60**: 31–43; Wiesbaden.

– (1972): Die Branchiosaurier (Amphibia) des saarpfälzischen Rotliegenden (Perm, SW-Deutschland). – Abh. Hess. L.-Amt. Bodenforsch., **65**: 1–137; Wiesbaden.

– (1974): Die Larven der rhachitomen Amphibien (Amphibia: Temnospondyli, Karbon-Trias). – Paläont. Z., **48**: 236–268; Stuttgart.

– (1988): Über einige Vertreter der Eryopoidea (Amphibia: Temnospondyli) aus dem europäischen Rotliegend (?höchstes Karbon – Perm). 1. *Sclerocephalus*. – Paläont. Z., **62**: 107–132; Stuttgart.

– (1989): Über einige Vertreter der Eryopoidea (Amphibia: Temnospondyli) aus dem europäischen Rotliegend (?höchstes Karbon – Perm). 2. *Acanthostomatops vorax*. – Paläont. Z., **63**: 133–151; Stuttgart.

– (1990): Über einige Vertreter der Eryopoidea (Amphibia: Temnospondyli) aus dem europäischen Rotliegend (?höchstes Karbon-Perm). 3. *Onchiodon*. – Paläont. Z., **64**: 287–312; Stuttgart.

– (1993): Über einige Vertreter der Eryopoidea (Amphibia:Temnospondyli) aus dem europäischen Rotliegend (?höchstes Karbon-Perm) 4. *Cheliderpeton latirostre*. – Paläont. Z., **67**: 123–143; Stuttgart.

Broili, F. & Schröder, S. (1937): Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation. XXVII. Über einen Capitosauriden aus der *Cynognathus*-Zone. – Sitz.-Ber. Bayr. Akad. Wiss., **1937**: 97–117; München. – [1937a].

– (1937): Über *Lydekkerina* Broom. – Sitz.-Ber. Bayr. Akad. Wiss., **1937**: 19–57; München. – [1937b].

Broom, R. (1913): Studies on the Permian Temnospondylous Stegocephalians of North America. – Bull. Amer. Mus. natur. Hist., **32** (38): 563–595; New York.

Brunner, H. (1973): Stratigraphische und sedimentpetrographische Untersuchungen am Unteren Keuper (Lettenkeuper, Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Arb. Inst. Geol. Paläontol. Univ. Stuttgart, N. F., **70**: 1–85; Stuttgart.

– (1977): Zur Stratigraphie und Sedimentpetrographie des Unteren Keupers (Lettenkeuper, Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **59**: 169–193; Stuttgart.

Bystrow, A. P. (1935): Morphologische Untersuchungen der Deckknochen des Schädels der Wirbeltiere. – Acta zool., **16**: 1–141; Stockholm.

– (1938): *Dvinosaurus* als neotenische Form der Stegocephalen. – Acta zool., **19**: 209–295; Stockholm.

– (1944): *Kotlassia prima* Amalitzky. – Bull. geol. Soc. Amer., **55**: 379–416; New York.

Bystrow, A.P. & Efremov, I.N. (1940): *Benthosuchus sushkini* Efr. A labyrinthodont from the Eotriassic of Sharzhenga River. – Trav. Inst. Paleont. Acad. Sci. URSS, **10**: 1–152; Moscow. – [In Russian].

Carroll, R. L. (1964): Early evolution of the dissorophoid amphibians. – Bull. Mus. comp. Zool. Harv. Univ., **131**: 163–250; Cambridge/Mass.

– (1988): Vertebrate Paleontology and Evolution. 685 pp.; New York (Freeman).

– (1998): Order Microsauria. – *In*: Wellnhofer, P. (ed.): Handbuch der Paläoherpetologie, Part 1: Lepospondyli: 1–72; München (Pfeil).

Carroll, R. L. & Gaskill, P. (1978): The order Microsauria. – Mem. Amer. philos. Soc., **126**: 1–207; Philadelphia/Penn.

Case, E. C. (1911): Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North America. – Publ. Carn. Inst. Wash., **146**: 1–148; Washington/D.C.

– (1935): Description of a collection of associated skeletons of *Trimerorhachis*. – Contr. Mus. Paleont. Univ. Mich., **4**: 227–274; Ann Arbor.

Chase, J. N. (1965): *Neldasaurus wrightae*, a new rhachitomous labyrinthodont from the Lower Permian. – Bull. Mus. comp. Zool., Harv. Univ., **133**: 156–225; Cambridge/Mass.

Clack, J. A. (1998): The neurocranium of *Acanthostega gunnari* Jarvik and the evolution of the otic region in tetrapods. - *In*: Norman, D.B., Milner, A.R. & Milner, A.C. (eds.): A study of fossil vertebrates. – Zool. J. Linn. Soc. London, **122**: 61–97; London.

Colbert, E. H. & Imbrie, J. (1956): Triassic metoposaurid amphibians. – Bull. Amer. Mus. natur. Hist., **110**: 399–452; New York.

DeBeer, G. (1937): The development of the vertebrate skull. 554 pp., 143 pl.; London (Oxford University Press).

Dempster, T. (1935): The braincase and endocranial cast of *Eryops megacephalus* (Cope). – J. comp. Neur., **62**: 171–196; Philadelphia/Penn.

Dutuit, J.-M. (1972 a): Découverte de pleurocentres dans les vertébrés de stégocephales métoposaurides. – C. r. Acad. Sci., D, **274**: 536–537; Paris.

– (1976): Introduction à l'étude paléontologique du Trias continental marocain. Description des premiérs stégocephales recueillis dans le couloir d'Argana (Atlas occidental). – Mém. Mus. nation. Hist. natur., N.S., **36**: 1–253; Paris.

Erdmann, S. & Cundall, D. (1984): The feeding apparatus of the salamander *Amphiuma tridactylum*: morphology and behavior. – J. Morph., **181**: 175–204; Davis.

Fraas, E. (1889): Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. – Palaeontographica, **36**: 1–158; Stuttgart.

– (1913): Neue Labyrinthodonten aus der schwäbischen Trias. – Palaeontographica, **60**: 275–294; Stuttgart.

Gardiner, B. G. (1983): Gnathostome vertebrae and the classification of the Amphibia. – Zool. J. Linn. Soc. London, **79**: 1–59; London.

Gower, D. J. (in press): The cranial and mandibular osteology of a new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **280**; Stuttgart.

Gubin, Y. M. (1980): New Permian dissorophoids of the Ural Forelands. – Paleont. J., **1980**: 82–90; Moscow.

– (1984): The systematic position of the intasuchids. – Paleont. J., **1984**: 115–118; Moscow.

Hagdorn, H. (1980): Saurierreste aus dem Lettenkeuper im Landkreis Schwäbisch Hall (I). – Der Haalquell, **32**: 21–23; Schwäbisch Hall. – [1980a].

– (1980): Saurierreste aus dem Lettenkeuper im Landkreis Schwäbisch Hall (II). – Der Haalquell, **32**: 25–27; Schwäbisch Hall. – [1980b].

– (1988): Der Lettenkeuper von Gaildorf. – *In*: Weidert, K. (ed.): Klassische Fossilfundstellen der Paläontologie, **1**: 54–61; Korb (Goldschneck).

Hagdorn, H. & Simon, Th. (1985): Geologie und Landschaft des Hohenloher Landes. 186 pp., 3 maps; Sigmaringen (Thorbecke).

Hagdorn, H. & Reif, W.-E. (1988): „Die Knochenbreccie von Crailsheim" und weitere Mitteltrias- Bonebeds in Nordost-Württemberg – Alte und neue Deutungen. – *In*: Hagdorn, H. (ed.): Neue Forschungen zur Erdgeschichte von Crailsheim, pp. 116–143; Stuttgart and Korb (Ges. f. Naturkde. Württemberg and Goldschneck-Verlag).

Hellrung, H. (1987): Revision von *Hyperokynodon keuperinus* Plieninger (Amphibia: Temnospondyli) aus dem Schilfsandstein von Heilbronn (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, **136**: 1–28; Stuttgart.

Hennig, W. (1983): Stammesgeschichte der Chordaten. 208 pp.; Hamburg and Berlin (Parey).

Holmes, R. (1980): *Proterogyrinus scheeli* and the early evolution of the labyrinthodont pectoral limb. – *In*: PANCHEN, A. L. (ed.): The Terrestrial Environment and the Origin of Land Vertebrates, pp. 351–376; London (Academic Press).

HOWIE, A. A. (1970): A new capitosaurid labyrinthodont from East Africa. – Palaeont., **13**: 210–253; London.

HUENE, F. v. (1922): Beiträge zur Kenntnis der Organisation einiger Stegocephalen der schwäbischen Trias. – Acta zool., **3**: 395–460; Stockholm.

– (1956): Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. – 716 pp, 690 figs.; Jena (Gustav Fischer).

INGAVAT, R. & JANVIER, P. (1981): *Cyclotosaurus* cf. *posthumus* FRAAS (Capitosauridae: Stereospondyli) from the Huai Hin Lat Formation (Upper Triassic), northeastern Thailand with a note on capitosaurid biogeography. – Geobios, **14**: 711–725; Paris.

IVAKHNENKO, M.F. (1987): Permskie parareptilij SSSR. – Trudy Paleont. Inst., **223**: 1–159; Moscow (Nauka).

JAEGER, G. F. (1824): De Ichthyosauri sive Proteosauri fossilis speciminibus in Agro Bollensi in Würtembergia [sic] repertis. 14 pp., 1 pl.; Stuttgart (Cotta).

– (1828): Über die fossile [sic] Reptilien, welche in Württemberg aufgefunden worden sind. 48 pp., 6 pls.; Stuttgart (Metzler).

– (1833): [without title, minutes of meeting of the Société géologique de France held on december 17th, 1832; *Mastodonsaurus* and *Salamandroides*: current work in palaeontology of Württemberg.] – Bull. Soc. géol. France, **3**: 86; Paris.

– (1838): [without title, minutes of meeting, with a comment on G.F. JAEGER's talk] – *In*: STERNBERG, G.K. & KROMBHOLZ, J.V. v. (1838): Bericht über die Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte abgehalten in Prag, September 1837: 140; Prague (Haase).

JANVIER, P. (1997): Early Vertebrates. – Oxford scient. Publ., **33**: 393 pp.; Bath (Bath Press).

JARVIK, E. (1942): On the structure of the snout in crossopterygians and lower gnathostomes in general. – Zoolog. Bidrag Uppsala, **21**: 235–675; Uppsala.

– (1952): On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians. – Medd. Grønl., **114**: 1–90; Copenhagen.

– (1980): Basic Structure and Evolution of Vertebrates. Vols. 1–2, Academic Press; London.

– (1996): The Devonian tetrapod *Ichthyostega*. – Fossils & Strata, **40**: 1–213, Stockholm (Scandinavian University Press).

JENKINS, F. A., Jr., SHUBIN, N. H., AMARAL, W. W., GATESEY, S. M., SCHAFF, C. R., CLEMMENSON, W. R., DOWNS, L. B., DAVIDSON, A. R., BONDE, N. & OSBAECK, F. (1994): Late Triassic continental vertebrates and depositional environments of the Fleming Fjord Formation, Jameson Land, East Greenland. – Medd. Grønland, Geoscience, **32**:1–25; Kopenhagen.

JUPP, R. & WARREN, A.A. (1986): The mandibles of the Triassic temnospondyl amphibians. – Alcheringa, **10**: 99–124; Sydney.

JUX, U. (1962): Zur Altersfrage und Paläogeographie der Nordfeld-Trias. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1962**: 632–646; Stuttgart.

– (1966): Entwicklungshöhe und stratigraphisches Lager des Mechernicher Stegocephalen. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1966** (6): 321–325; Stuttgart.

JUX, U. & PFLUG, H.D. (1958): Alter und Entstehung der Triasablagerungen und ihrer Erzvorkommen am Rheinischen Schiefergebirge und das Chirotheriumproblem. – Abh. Hess. L.-Amt Bodenforsch., **27**: 1–49; Wiesbaden.

KAMPHAUSEN, D. (1989): Der Schädel von *Eocyclotosaurus woschmidti* ORTLAM (Amphibia, Stegocephalia) aus dem Oberen Buntsandstein (Trias) des Schwarzwaldes (SW-Deutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkunde, Ser. B, **149**: 1–65; Stuttgart.

KAMPHAUSEN, D. & ORTLAM, D. (1993): *Heptasaurus cappelensis* (WEPFER), Stegocephalia) aus dem Oberen Buntsandstein (Trias) des Schwarzwaldes – Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., **75**: 217–226; Stuttgart.

KONZHUKOVA, E.D. (1955): (Permian and Triassic labyrinthodonts of the Volga and Urals region). – Trudy pal. Inst. Akad. Nauk. SSSR, **49**: 5–88. – [In Russian]

KUGLER, W. & BARTHOLOMÄ, A. (1985): Verwandschaft von *Metoposaurus* aus dem Lettenkeuper von Eschenau. – Geol. Jh., **1**: 5–6; Schwäbisch Hall.

KUHN, O. (1942): Über *Cyclotosaurus hemprichi* KUHN und einige weitere Tetrapodenreste aus dem Keuper von Halberstadt. – Beitr. Geol. Thüringen, **6**: 181–197; Erfurt.

Kunisch, H. (1885): Ueber den Unterkiefer von *Mastodonsaurus silesiacus* n. sp. – Z. Dt. geol. Ges., **37**: 528–533; Berlin.

Kurr, J. G. (1852): Gebirgsarten, Versteinerungen und Mineralien. – *In*: Königliches statistisch-topographisches Bureau (ed.): Beschreibung des Oberamts Gaildorf: 19–24; Stuttgart (Müller).

Langston, W., Jr. (1953): Permian amphibians from New Mexico. – Univ. Calif. Publ. geol. Sci., **29** (7): 349–416; Berkeley & Los Angeles.

Lebedkina, N. S. (1979): Evolyuziya cherepa amfibij. 283 pp.; Moscow (Nauka).

Lehman, J-P.(1955): Les stégocéphales du nord-ouest de Madagascar. – C. r. Acad. Sci. Paris, **241**: 82–84; Paris.

Lombard, R.E. & Bolt, J.R. (1988): Evolution of the stapes in Paleozoic tetrapods, conservative and radical hypotheses. – *In*: Fritzsch, B., Ryan, M. J., Wilczynski, W. & Walkowiak, W. (eds): The evolution of the amphibian auditory system, 37–67; New York (Wiley).

Lydekker, R. (1890): Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History) IV; 295 pp., 65 figs.; London (Longmans).

Maryánska, T. & Shishkin, M. A. (1996): New cyclotosaurid (Amphibia, Temnospondyli) from the Middle Triassic of Poland and some problems of interrelationships of capitosauroids. – Prace Muz. Ziemi, **43**: 54–83; Warsaw.

Meckert, D. (1993): Der Schultergürtel des *Sclerocephalus haeuseri* Goldfuss, 1847 im Vergleich mit *Eryops* Cope, 1877 (Eryopoidea, Amphibia, Perm). – Palaeontographica A, **229**: 113–140; Stuttgart.

Meyer, H. v. (1832): Palaeologica zur Geschichte der Erde und ihrer Geschöpfe. 560 pp.; Frankfurt (Schmerber).

– (1847–55): Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalks mit Rücksicht auf die Saurier aus buntem Sandstein und Keuper. 167 pp.; Frankfurt (Keller).

– (1858): Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein von Bernburg. – Palaeontographica, **6**: 221–245; Stuttgart (Schweizerbart).

Meyer, H. v. & Plieninger, Th. (1844): Beiträge zur Paläontologie Württembergs, enthaltend die fossilen Wirbelthierreste aus den Triasgebilden mit besonderer Rücksicht auf die Labyrinthodonten des Keupers. 132 pp.; Stuttgart (Schweizerbart).

Miall, L. C. (1874 a): On the remains of Labyrinthodontia from the Keuper Sandstone of Warwick, preserved in the Warwick Museum. – Geol. Mag., N.S., **1**: 379; London. – [1874 a]

– (1874): Tabular view of the classification of the Labyrinthodontia. – Geol. Mag., **1**: 513–514; London. – [1874 b]

Milner, A. R. (1990): The relationships of the eryopoid-grade temnospondyl amphibians from the Permian of Europe. – Acta mus. Reginae hradecensis, A **22**: 131–137; Prague.

– (1993): The palaeozoic relatives of lissamphibians. – Herpetol. Monogr., **7**: 8–27; Berkeley.

Milner, A.R., Gardiner, B. G., Fraser, N. C. & Taylor, M. A. (1990): Vertebrates from the Middle Triassic Otter Sandstone Formation of Devon. – Palaeont., **33**: 873–892; London.

Milner, A. R. & Schoch, R. R. (submitted): Cranial anatomy and taxonomy of *Trimerorhachis insignis* Cope 1878 from the Lower Permian of Texas and New Mexico. – Paläont. Z.; Stuttgart.

Milner, A.R. & Sequeira, S.E.K. (1993): The temnospondyl amphibians from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. – Trans. Royal Soc. Edinburgh, **84**: 331–361; Edinburgh.

Miner, R.W. (1925): The pectoral limb of *Eryops* and other primitive Tetrapods. – Bull. Amer. Mus. natur. Hist., **51**: 145–312; Cambridge/Mass.

Morales, M. (1988): New metoposaurid and capitosauroid labyrinthodonts from the Triassic of Germany and the Soviet Union. – J. Vert. Paleont. **8** (3 Abstract suppl.): 23A; Chicago.

Moulton, J. M. (1974): A description of the vertebral column of *Eryops* based on the notes and drawings of A. S. Romer. – Breviora, **428**: 1–44; Cambridge/Mass.

Muenster, G. (1834): Vorläufige Nachricht über einige neue Reptilien im Muschelkalke von Baiern. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., **1834**: 521–527; Stuttgart.

– (1843): *Mastodonsaurus Andriani*. – Beitr. Petrafakten-Kunde, 1. Heft, 2. Auflage, pp. 110–111; Bayreuth.

MUNDLOS, R. & WEGELE, J. G. (1978): Die Kupferzeller Sauriergrabung 14. März bis 3. Juni 1977. Ein Report. – Der Aufschluß, **29**: 13–19; Heidelberg.

NILSSON, T. (1943): On the morphology of the lower jaw of Stegocephalia with special reference to Eotriassic stegocephalians from Spitsbergen. – Kungl. Svenska Vetensk. Handl., 3, **20**: 1–46; Stockholm.

– (1944): On the morphology of the lower jaw of Stegocephalia with special reference to Eotriassic stegocephalians from Spitsbergen. II General part. – Kungl. Svenska Vetensk. Handl., 3, **21**: 1–70; Stockholm.

OCHEV, V.G. (1958): (New data on the fauna of Triassic vertebrates from the Orenburg Transural area). – Dokl. Akad. Nauk. SSSR, **122**: 485–488; Moscow – [In Russian]

– (1966): [Systematics and phylogeny of capitosauroid labyrinthodonts]. – 184pp., Saratov State Univ. Press. – [In Russian]

– (1972): [Capitosauroid labyrinthodonts from the southeastern European part of the USSR]. – 269 pp.; Saratov State Univ. Press; Saratov. – [In Russian]

OLSON, E.C. (1936): The dorsal axial musculature of certain primitive Permian tetrapods. – J. Morph., **59**: 265–311; Philadelphia/Penn.

OWEN, R. (1841): On the teeth of a species of the genus *Labyrinthodon* (*Mastodonsaurus* of JAEGER), common to the German Keuper formation and the Lower Sandstone of Warwick and Leamington. – Trans. royal Soc. London, **6**: 503–513; London.

– (1842): Description of parts of the skeleton and teeth of five species of the genus *Labyrinthodon*, with remarks on the probable identity of the *Cheirotherium* with this genus of extinct Batrachians. – Trans. royal Soc. London, **6**: 515–543; London.

– (1845): Odontography; or, a treatise on the comparative anatomy of the teeth, etc. 655 pp., 168 pls.; London.

PANCHEN, A.L. (1977): The origin and early evolution of tetrapod vertebrae. – *In*: ANDREWS, S.M., MILES, R.S. & KEMP, T.S. (eds.): Problems in Vertebrate Evolution: 289–318; London (Academic Press).

– (1972): The skull and skeleton of *Eogyrinus attheyi* and WATSON (Amphibia: Labyrinthodontia). – Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, **263**: 279–326; London.

– (1975): A new genus and species of anthracosaur amphibian from the Lower Carboniferous of Scotland and the status of *Pholidogaster pisciformis* HUXLEY. – Phil. Trans. Roy. Soc., **269**: 581–640; London.

– (1980): The origin and relationships of the anthracosaur amphibia from the Late Palaeozoic. – *In*: PANCHEN, A. L. (ed.): The Terrestrial Environment and the Origin of Land Vertebrates, pp. 319–350; London (Academic Press).

– (1985): The amphibian *Crassigyrinus scoticus* Watson from the Carboniferous of Scotland. – Phil. Trans. roy. Soc., B, **309**: 505–568; London.

PANCHEN, A.L. & SMITHSON, T. R. (1987): The relationships of early tetrapods. – *In*: BENTON, M. J. (ed.): The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, vol.1: 1–32; Oxford (Clarendon Press).

PATON, R.L. (1974): Capitosauroid labyrinthodonts from the Trias of England. – Palaeont., **17**: 253–290; London.

PATZELT, J. (1964): Lithologische und paläogeographische Untersuchungen im Unteren Keuper Süddeutschlands. – Erlanger geol. Abh., **52**: 1–30; Erlangen.

PIVETAU, J. & DECHASIEUX, C. (1955): Stereospondyli. – *In:* PIVETAU, J. (ed.): Traité de Paléont., **5**: 136–172; Paris (Masson).

PFANNENSTIEL, M. (1932): Gehirnkapsel und Gehirn fossiler Amphibien, eine anatomisch-biologische Studie. – Monogr. Geol. Paläont., **6**: 1–85; Berlin (Borntraeger).

PROSI, M. (1922): Beiträge zur Kenntnis der Lettenkohle und des unteren Gipskeupers in Schwaben. – Diss. Universität Tübingen.

QUENSTEDT, F. A. (1850): Die Mastodonsaurier in dem grünen Keupersandsteine Württemberg's sind Batrachier. 34 pp.; Tübingen (Laupp).

– (1880): Begleitworte zur Geognostischen Specialkarte von Württemberg, Atlasblatt Hall. 40 pp.; Stuttgart (Kohlhammer).

REIF, W.-E. (1971): Zur Genese des Muschelkalk-Keuper-Grenzbonebeds in Südwestdeutschland. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **139**: 369–404; Stuttgart.

– (1974): Profile des Muschelkalk-Keuper-Grenzbereichs im Jagsttal (Trias; Baden-Württemberg). – Oberrhein. geol. Abh., **23**: 43–54; Karlsruhe.

Roemer, C.F. (1868): Notiz über das Vorkommen von *Mastodonsaurus jaegeri* H. v. Meyer bei Odrowanz am Nordabhang des Polnischen Mittelgebirges. – Z. Dt. geol. Ges., **20**: 642–643; Berlin.

Romer, A.S. (1947): Review of the Labyrinthodontia. – Bull. Mus. comp. Zool. Harv., **99**: 1–368; Cambridge/Mass.

– (1957): The appedicular skeleton of the Permian embolomerous amphibian *Archeria*. – Contrib. Mus. Paleont., Univ. Mich., **13**: 103–159; Ann Arbor.

– (1966): Vertebrate Paleontology. 468 pp.; 3rd ed., Chicago (Chicago Univ. Press).

Romer, A. S. & Witter, R. V. (1942): *Edops*, a primitive rhachitomous amphibian from the Texas red beds. – J. Geol., **50**: 925–960; Washington.

Rühle von Lilienstern, H. (1935): *Mastodonsaurus acuminatus* E. Fraas aus der Lettenkohle. – Aus der Heimat, 48: 176–178; Eisenach.

Rühle von Lilienstern, H., Lang, M. & Huene, F. v. (1952): Die Saurier Thüringens. 42 pp.; Jena (Fischer).

Sander, P.M. & Gee, C.T. (1994): Der Buntsandstein der Eifel. – *In*: Koenigswald, W. v. & Meyer, W. (eds.): Erdgeschichte im Rheinland; 117–125; München (Pfeil).

Säve-Söderbergh, G. (1935): On the dermal bones of the head in Labyrinthodont Stegocephalians and primitive Reptilia with special reference to Eotriassic stegocephalians from East Greenland. – Medd. Grønland, **89**: 1–211; Odense.

– (1937): On the dermal skulls of *Lyrocephalus, Aphaneramma*, and *Benthosaurus*, labyrinthodonts from the Triassic of Spitsbergen and N. Russia. – Bulletin Geologisk Institut Uppsala, **27**:189–208; Uppsala.

Sawin, H. J. (1941): The cranial anatomy of *Eryops megacephalus*. – Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, **89**: 407–463, Cambridge/Mass.

Schmidt, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias. 461 pp., 1220 figs.; Öhringen (F. Rau).

– (1931): Labyrinthodonten und Reptilien aus den Thüringischen Lettenkohleschichten. – Geol.-paläont. Abh., **18**: 229–276; Berlin.

Schmidt, W. (1960): Die stratigraphische Bedeutung des Mechernicher Labyrinthodonten. – Notizbl. Hess. L.-Amt. Bodenforsch., **88**: 262–265; Wiesbaden.

Schoch, R. R. (1992): Comparative ontogeny of early Permian branchiosaurid amphibians. Developmental stages. – Palaeontographica A, **222**: 41–81; Stuttgart.

– (1995): Heterochrony and the development of the amphibian head. – *In*: McNamara, K. (ed.): Evolutionary Change and Heterochrony, p. 107–124; New York (Wiley).

– (1997): A new capitosaur amphibian from the Upper Lettenkeuper (Triassic: Ladinian) of Kupferzell (Southern Germany). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **203**: 239–272; Stuttgart. – [1997a]

– (1997): Cranial anatomy of the Permian temnospondyl amphibian *Zatrachys serratus* Cope 1878, and the phylogenetic position of the Zatrachydidae. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **206**: 223–248; Stuttgart. – [1997b]

– (1998): Homology of cranial ossifications in urodeles: significance of developmental data for fossil basal tetrapods. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1998/1**: 1–25; Stuttgart.

– (1999): Studies on braincases of lower tetrapods: Structure, morphological diversity, and phylogeny. 1. *Trimerorhachis* and other primitive temnospondyls. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh.; Stuttgart. – [1999a]

– (1999): Studies on braincases of lower tetrapods: Structure, morphological diversity, and phylogeny. 2. Dissorophoids, eryopids, and stereospondyls. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh.; Stuttgart. – [1999b]

– (1999): The stapes of *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger 1833) – structure, articulation, and functional implications. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh.; Stuttgart. – [1999c]

– (submitted): Cranial anatomy and status of *Cyclotosaurus* Fraas, 1889 from the Mittelkeuper (Carnian – Norian) of Baden-Württtemberg (SW-Germany). – Paläont. Z.; Stuttgart. – [submitted 1]

– (submitted): The palatoquadrate of *Mastodonsaurus giganteus* and the modification of this unit in early tetrapods. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh.; Stuttgart. – [submitted 2]

– (submitted): Biogeography of Triassic capitosaur amphibians. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh.; Stuttgart. – [submitted 3]

Schoch, R.R. & Werneburg, R. (in press): The Triassic Labyrinthodonts from Germany. – Zbl. Geol. Paläont.; Stuttgart.

Schoch, R. R. & Wild, R. (1999): Die Saurier von Kupferzell. – *In*: Hauschke, N. (ed.): Trias – eine ganz andere Welt; München (Pfeil). – [1999a]

– (1999): Die Wirbeltier-Fauna im Keuper Süddeutschlands. – *In*: Hauschke, N. (ed.): Trias – eine ganz andere Welt; München (Pfeil). – [1999b]

– (1999): Die Wirbeltiere des Muschelkalk, unter besonderer Berücksichtigung Süddeutschlands. – *In*: Hauschke, N. (ed.): Trias – eine ganz andere Welt; München (Pfeil). – [1999c]

Schroeder, H. C. (1913): Ein Stegocephalenschädel aus Helgoland. – Jb. Preuss. geol. Landesanst., **33**: 232–264; Berlin.

Schultze, H.-P. (1981): Das Schädeldach eines ceratodontiden Lungenfisches aus der Trias Süddeutschlands (Dipnoi, Pisces). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 70: 1–31; Stuttgart.

Schultze, H.-P. & Arsenault, M. (1985): The panderichthyid fish *Elpistostege*: a close relative of tetrapods ? – Palaeont., **28**/2: 293–309; London.

Shishkin, M.A. (1964): Stereospondyli. – *In*: Orlov, I.A. (ed.), [Elements of Palaeontology]; pp. 1–722; Moscow (Nauka). – [In Russian]

– (1968): On the cranial arterial system of the labyrinthodonts. – Acta. Zool., **49**: 1–22; Stockholm.

– (1973): [The morphology of the early Amphibia and some problems of lower tetrapod evolution]. – Trudy pal. Inst. Akad. Sci. SSSR, **137**: 1–257. – [In Russian]

– (1980): The Luzocephalidae, a new Triassic labyrinthodont family. – Paleont. J. **14** 88–101; Moscow. – [English Translation]

Shishkin, M. A. & Ochev, V. G. (1967): [Evolution of the endocranium of ancient amphibians.] – Dokl. Akad. Nauk. SSSR, **169**: 1167–1170; Moscow. – [In Russian]

Shishkin, M. A., Ochev, V. G., Tverdokhlebov, V. P., Vergaj, I. F., Goman'kov, A.V., Kalandadze, N. N., Leonova, E. M., Lopato, A.Y., Makarova, I. S., Minikh, M. G., Molostovskij, E. M., Novikov, I. V. & Sennikov, A. G. (1995): [Biostratigraphy of the Triassic of the Southern Cis-Urals.] – 203 pp.; Moscow (Nauka). – [Russian with English abstract]

Smithson, T. R. (1982): The cranial morphology of *Greererpeton burkemorani* Romer (Amphibia: Temnospondyli). – Zool. J. Linn. Soc., **76**: 29–90; London.

Stadtmüller, F. (1936): Kranium und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien. – *In*: Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E. & Lubosch, W. (eds.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere: 501–698; Berlin (Urban & Schwarzenberg).

Steen, M.C. (1938): On the fossil Amphibia from the Gas Coal of Nyrany and other deposits in Czechoslovakia. – Proc. zool. Soc. London, B, **108**: 205–283; London.

Stur, D. (1873): *Mastodonsaurus giganteus* Jaeger im Lunzersandstein der Grube Pielach bei Kirchberg an der Pielach, in den nordöstlichen Kalkalpen. – Verh. kaiserl.-königl. geol. Reichsanst., **1873** (1): 18–19; Wien & Leipzig.

Sushkin, P. (1927): On the modifications of the mandibular and hyoid arches and their relations to the brain-case of the early Tetrapoda. – Paläont. Z., **8**: 263–321; Berlin.

Trusheim, F. (1935): Ein Stegocephalenrest aus dem Quaderkalk von Rottenbauer bei Würzburg. – Centralbl. Min. Geol. Paläont., B, **1935**: 253–255; Berlin. – [1935a]

– (1935): Ein Labyrinthodontenrest aus dem Buntsandstein des Spessarts. – Cbl. Min. Geol. Paläont., B, **1935**: 294–298; Berlin. – [1935b]

– (1937): Ein neuer Stegocephalenrest aus dem Buntsandstein Mainfrankens. – Cbl. Min. Geol. Paläont., B, **1937**: 249–259; Berlin.

Urlichs, M. (1982): Zur Stratigraphie und Fossilführung des Lettenkeupers (Ob. Trias) bei Schwäbisch Hall (Baden-Württemberg). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F. **64**: 213–224; Stuttgart.

Van Hoepen, E.C.N. (1915): Stegocephalia of Senekal, Orange Free State – Ann. Transv. Mus., **3**: 102–106; Pretoria.

Wagner, G. (1913): Beiträge zur Stratigraphie und Bildungsgeschichte des Oberen Hauptmuschelkalks und der Unteren Lettenkohle in Franken. 180 pp.; Jena (Fischer).

Wagner, H. (1935): Der Nachweis von *Mastodonsaurus* im Bernburger Buntsandstein. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., B, **74**: 469–480; Stuttgart.

Warren, A.A. & Black, T.(1985): A rhytidosteid (Amphibia, Labyrinthodontia) from the early Triassic Arcadia Formation of Queensland, Australia, and the relationships of Triassic temnospondyls. – J. Vert. Paleont., **5**: 303–327; San Diego.

Warren, A.A. & Hutchinson, M.N. (1988): A new capitosaurid amphibian from the early Triassic of Queensland, and the ontogeny of the capitosaur skull. – Palaeontology, **31**: 857–876; London.

Warren, A.A. & Schroeder, N. (1995): Changes in the capitosaur skull with growth: an extension of the growth series of *Parotosuchus aliciae* (Amphibia: Temnospondyli) with comments on the otic area of capitosaurs. – Alcheringa, **19**: 41–46; Melbourne.

Warren, A.A. & Snell, N. (1991): The postcranial skeleton of Mesozoic temnospondyl amphibians: a review. – Alcheringa, **15**: 43–64; Sydney.

Watson, D.M.S. (1919): The structure, evolution, and origin of the Amphibia. The "orders" Rhachitomi and Stereospondyli. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, **209**: 1–73; London.

– (1951): Paleontology and modern biology – 216 pp.; New Haven (Yale University Press).

– (1956): The Brachyopid labyrinthodonts – 216 pp.; New Haven (Yale University Press).

– (1958): A new a labyrinthodont (*Paracyclotosaurus*) from the Upper Trias of New South Wales – Bull. Brit. Mus. natur. Hist., Geology, **3**: 233–263; London.

– (1962): The evolution of the labyrinthodonts – Phil. Trans. R. Soc. Lond., B, **245**: 219–265; London.

Weber, H. (1990): 140 Jahre Stratigraphie des Lettenkeupers, aufgezeigt am Kocherkleb Schleifrain bei Gaildorf (nördliches Baden-Württemberg). – Jh. Ges. Naturkde. Württ., **145**: 75–86; Stuttgart.

– (1992): Frühe Stratigraphie des Hohenloher Landes (nördliches Baden-Württemberg) im 19. Jahrhundert (Alberti und Kurr). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **74**: 173–190; Stuttgart. – [1992a]

– (1992): Lettenkeuper-Stratigraphie im Hohenloher Land von F. A. Quenstedt bis G. Wagner (Trias, Baden-Württemberg). – [1992b]

– (1996): Zur Geschichte des württembergischen Vitriolbergbaus. – Der Aufschluß, **47**: 49–68; Heidelberg.

Welles, S.P. (1947): Vertebrates from the Upper Moenkopi Formation of northern Arizona. – Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., **27**: 241–289; Berkeley & Los Angeles.

– (1967): Arizona's giant amphibians. – Pacific Discovery, **20/4**: 10–15; San Francisco.

Welles, S.P. & Cosgriff, J. (1965): A revision of the labyrinthodont family Capitosauridae and a description of *Parotosaurus peabodyi*, n.sp. from the Wupatki member of the Moenkopi Formation of northern Arizona. – Univ. Calif. Publ. geol. Sci., **54**: 1–148; Berkeley Los Angeles.

Wepfer, E. (1922): Das *Mastodonsaurus*-Leichenfeld im oberen Buntsandstein von Kappel, Amt Villingen in Baden. – Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver. (N. F.), **11**: 78–86; Stuttgart. – [1922a]

– (1922): Ein neues Vorkommen von *Mastodonsaurus* im badischen oberen Buntsandstein. – Paläont. Z., **4**: 113–118; Stuttgart. – [1922b]

– (1923): Der Buntsandstein des badischen Schwarzwaldes und seine Labyrinthodonten. – Monogr. Geol. Paläont., **1**: 1–101; Berlin. – [1923a]

– (1923): *Cyclotosaurus papilio* n. sp., aus der Grenzregion Muschelkalk-Lettenkohle des nördlichen Baden, ein Beitrag zur Kenntnis des Stegocephalen-Hinterhaupts. – Mitt. Bad. geol. Landesanstalt, **9**: 367–390; Freiburg. – [1923b]

Werneburg, R. (1994): Der Lettenkohlensandstein von Bedheim (Südthüringen) und seine Wirbeltierfauna (Unter-Keuper). – Beitr. Geol. Thüringen, **1**: 53–63; Erfurt.

Werneburg, R. & Schneider, J. (1996): The Permian temnospondyl amphibians of India. – *In*: Milner, A. R. (ed.). Studies on Carboniferous and Permian vertebrates. – Spec. Pap. Palaeontology, **52**: 105–128; London.

White, T.E. (1939): Osteology of *Seymouria baylorensis*. – Bull. Mus. comp. Zool., **85**: 325–409; Cambridge/Mass.

Wild, R. (1978): Die Saurier von Kupferzell-Bauersbach. Vorläufige Ergebnisse der Fossilgrabung beim Autobahnbau. – Jb. Württembergisch Franken, **62**: 181–196; Schwäbisch Hall. – [1978a]

– (1978): Die Saurier von der Autobahn. Neue Funde im Hohenlohekreis. – Mineral.-Magazin, **2**: 4–5; Stuttgart. – [1978b]

– (1978): Massengrab für Saurier. – Kosmos, **74**: 790–797; Stuttgart. – [1978c]
– (1980): The fossil deposits of Kupferzell, southwest Germany. – Mesozoic Vertebrate Life, **1**: 15–18; San Diego. – [1980a].
– (1980): Die Saurierfunde von Kupferzell. – Schwäb. Heimat, **31**: 110–117; Stuttgart. – [1980a]
– (1981): Die Fossilfunde beim Autobahnbau bei Kupferzell. – Bl. schwäb. Albver., **86**: 48–51; Stuttgart. – [1981a]
– (1981): Fossilfunde beim Autobahnbau. – Report Autobahnamt Baden-Württemberg, **81**: 11–17; Stuttgart. – [1981b]
– (1985): Unsere Gegend zur Urzeit: die Saurierwelt von Bauersbach. – *In*: J.H. RAUSER, Kupferzeller Heimatbuch, S. 278–279; Kupferzell (Oha-Verlag).
– (1986): Schwaben und seine Saurierfunde. – Schönes Schwaben, **1986**: 60–62; Ammerbuch-Entringen. – [1986a]
– (1986): Die Saurierfunde von Kupferzell an der Autobahn A6 Heilbronn-Nürnberg (BAB km 675,0). *In*: Autobahnamt Baden-Württemberg Neubauleitung Heilbronn, 1960–1985, pp. 1–6; Heilbronn. – [1986b]
– (1998): Zwischen Land und Meer – Saurier der Keuperzeit. – *In*: HEIZMANN, E. P. J., Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen, 2. Vom Schwarzwald zum Ries, pp. 57–66; München (Pfeil).
WILLISTON, S.W. (1910): *Cacops, Desmospondylus* new genera of Permian Vertebrates. – Bull. geol. Soc. Amer., **21**: 249–284; New York.
– (1916): The skeleton of *Trimerorhachis*. – J. Geol., **24**: 291–297; Chicago
WILLS, L.J. (1916): The structure of the lower jaw of Triassic Labyrinthodonts. – Proc. phil. Soc. natur. Hist., **14**: 1; Birmingham.
ZELLER, F. (1908): Beiträge zur Kenntnis der Lettenkohle des Keupers in Schwaben. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **25**: 1–134; Stuttgart.
ZITTEL, K.A.R. v. (1887–1890): Handbuch der Palaeontologie: I. Abtheilung. Palaeozoologie. III. Band. Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves). – 900 pp.; Berlin.

Address of the Author:

Dr. R. R. SCHOCH, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Germany.

Glossary of anatomical terms

The following list of anatomical terms summarizes the existing and useful names for morphological features in temnospondyls. Many of them have been invented by comparative morphologists early in this century, and therefore are in Latin language. Some terms which are more general are even older and have gained universal acceptance. Other, younger terms are either English or somehow modified Latin, depending usually on the mother language of the author who suggested them. It is reasonable to keep all terms that have gained general acceptance, or at least which have experienced a continued use, and to prefer them over less widely used (and known) synonyms. While a mixture of Latin and English terminology is unavoidable, this strategy is certainly more useful than attempting to establish a new and standardized terminology, either Latin or English.

The translation of all Latin terms into English would pose major problems in some cases, as it would be difficult to keep the higher degree of precision characteristic of many words in the Latin language. I have invented new terms (in Latin) for features which have been inadequately referred to by English terms. In addition, new features, of which this study has yielded a relatively large number, are referred to by new terms. I suggest Latin names in this case, although often an English translation would not pose problems; in this case the use of the language may be decided by subsequent authors.

Adductor chamber: The widened mandibular cavity anterior to the glenoid articulation which terminates somewhat before the anterior rim of the adductor window.

Adductor window: The dorsal opening of the adductor chamber framed by prearticular and surangular lingually, coronoid and surangular labially, and articular posteriorly. Synonyms: fenestra adductoris, adductor fossa of some authors.

Alary process: An ascending process of the premaxilla by which this bone contacts the nasal medial to the naris. Synonym: Processus alaris.

Angulus adductoris: A broadened and flat depression on the labial side of the mandible, running along the labial margin of the adductor window. Its name refers to the probable insertion of adductor musculature on this area, as suggested by its characteristic surface.

Apertura praemaxillaris: Paired or unpaired opening(s) in the palate, bordered by vomers posteriorly and premaxilla anteriorly, accommodating the tusk of the symphysis.

Arcus: The arc which frames the neural canal, formed by the processus spinosus dorsally and the processus transversi laterally.

Basal plate: The posterior portion of the parasphenoid, behind the interpterygoid vacuities, by which the bone is sutured with the pterygoids.

Canalis primordialis: The slender cavity between the lingual and labial walls of the mandible.

Capitulum: The ventral facet on the head of the rib which articulates with the parapophysis.

Caput capituli: The process bearing the capitulum.

Caput humeri: The proximal head of the humerus.

Caput tuberculi: The process bearing the tuberculum.

Choana palatalis: The superficial outline of the internal narial opening situated in the main plane of the palate.

Choana proprieta: The proper outline of the internal narial opening, which is often situated dorsal to the main plane of the palate, arranged in an oblique plane relative to the palate, and which is generally smaller than the choana palatalis. This distinction is useful within the Capitosauridae, where the morphology and size of the choana differs considerably and might be a phylogenetically significant feature.

Columna verticalis: A straight dorsal process of the exoccipital, connecting the occiput with the postparietal.

Commissura anterior: The transverse connection between the paired sulcus infraorbitales and s. supraorbitales.

Condylus occipitalis: The only bearer of the articulation between the skull and the vertebral column (proatlas or atlas). In many, especially primitive temnospondyls formed by basioccipital (ventral) and exoccipitals (dorsolateral), it is solely formed by the exoccipitals in certain advanced, large-growing capitosaurs such as *Mastodonsaurus* and *Cyclotosaurus*, as well as the Metoposauridae.

Conical recess: A nearly round depression on the dorsal side of the parasphenoid, in the basisphenoid region anterior ro the otic, medial to the epipterygoid, and lateral to the laterosphenoid region of the sphenethmoid. It probably housed the cartilaginous lateral portion of the basisphenoid in stereospondyls. Synonym: Recessus conoideus.

Crista basioccipitalis: A medial and unpaired crest rising from the posterior, raised margin of the parasphenoid and running sagittally along the dorsal surface of the bone, dividing the fossa basioccipitalis by half.

Crista falciformis: A posterior outgrowth of the superficial, skull-roofing portion of the squamosal, forming part in the posterior rim of the skull roof. In *Cyclotosaurus* and other so-called 'closed-notched' capitosaurs the crista falciformis is sutured or fused to the tabular posterior to the otic notch, thus encircling an otic window.

Crista laterosphenoidalis: Paired crests attached to the laterosphenoid portion of the sphenethmoid, on the dorsal side of the parasphenoid, at the interface between basal plate and cultriform process.

Crista muscularis: A transverse crest at the posterior rim of the basal plate, suggesting the origin of hypaxial musculature.

Crista parapterygoidea: A transverse, dorsal outgrowth of the parasphenoid at the posterior rim of the conical recess in the basipterygoid region. It continuously rises laterally, and forms a dorsolateral process by which it articulates with the ventral proximal head (VPH) of the stapes.

Crista paroccipitalis: A high ridge or crest rising from the posterolateral margin of the parasphenoid, running obliquely anteromedial on the dorsal surface of the bone.

Crista tubercularis and crista capitularis: Medial crests running on the proximal-dorsal side of the rib heads.

Cultriform process: The anterior portion of the parasphenoid, which is bordered by the interpterygoid vacuities and that interconnects the vomer with the basal plate. Synonym: Processus cultriformis of some authors.

Dental ramus: The tooth-bearing portion of the premaxilla. Synonym: Ramus dentalis.

Diapophysis: The rib articulation facet of the neural arch.

Dorsal proximal head: The footplate of the stapes, or dorsal portion of the head in temnospondyls, which points into the fenestra ovalis (DPH). Note that the dorsal head of the temnospondyl stapes is probably not homologous with the dorsal head of the amniote stapes (see LOMBARD & BOLT 1988). Synonyms: Processus vestibularis, caput columellae, footplate.

Dorsum sellae region: The ventral ossification in the laterosphenoid region, named after the characteristic region of the hindbrain.

Ectepicondyle: The antero-ventral condylus of the distal end of the humerus, articulating with the radius.

Entepicondyle: The postero-dorsal condylus of the distal end of the humerus, articulating with the ulna.

Epipterygoid footplate: The ventral facet of the epipterygoid by which the element is suturally connected with the pterygoid.

Facies intercentralis: The facet for the attachment to the tuber articularis of the intercentrum.

Facies pleurocentralis: The articulation facet for the pleurocentrum, situated entirely on the posterior side of the processus transversus and facing posteromedially.

Fenestra ovalis: An opening which in *Mastodonsaurus* is framed by the otic, exoccipital, pterygoid, and parasphenoid and into which the footplate of the stapes fitted in natural articulation. By definition (articulation of stapedial footplate) this opening includes, if not represents the fenestra ovalis as known from Recent amphibians and amniotes. Synonyms: Fenestra vestibuli, Oval window.

Flexura lacrimalis: A sigmoid curvature of the sulcus infraorbitalis, in most temnospondyls situated on the lacrimal.

Fodina vomeralis: An elongated, countersunk area on the ventral surface of the palate, separating the vomers in the midline and exposing the anterior portion of the cultriform process. Anteriorly the fodina continues as a channel enclosed by the vomers which opens anterior to the dentes postfenestrales, right behind the apertura praemaxillaris.

Foramen chordae tympani: Relatively large opening ventrolingual to the glenoid area of the mandible, in *Mastodonsaurus* situated at the articular-prearticular suture.

Foramen magnum: The largest opening in the occiput, bordered by the exoccipital laterally, the parasphenoid ventrally, and the processus lamellosus dorsolaterally.

Fossa basioccipitalis: A medial depression in the posterior portion of the parasphenoid, on its dorsal side.

Fossa parasphenoidalis: Paired grooves or pockets in the posterior portion of the ventral side of the basal plate, posterior to the crista muscularis. Synonym: parasphenoid pocket, muscular pocket.

Glenoid facet: The articulation facet for the humerus head, formed by the scapulocoracoid.

Glenoid area: The articulation facet for the articular in the mandible.

Incisura capitis: The region separating the two rib heads.

Interpterygoid vacuities: Medium-sized to large openings in the palate, ventral to the orbital windows, bordered by the pterygoids, vomers and eventually palatines, and separated in the midline by the cultriform process.

Lamina ascendens: A sheet-like, curved and irregularly shaped outgrowth of the pterygoid, connecting to the squamosal dorsally, the epipterygoid anteroventrally, the otic posterodorsally, and the quadratojugal posterolaterally.

Lamina descendens: The counterpart of the lamina ascendens, formed by the squamosal, and in capitosaurs usually closing the occipital face of the cheek.

Lamina supraoccipitalis: A continuous descending flange of the postparietal and tabular, forming the posterior face of the skull roof in occipital view.

Latera vertebrae: The smooth and concave flank of the cylindrical intercentrum.

Laterosphenoid roof: The medial and unpaired roof of the posteriormost portion of the sphenethmoid region, which in later stages fuses with the otic in *Mastodonsaurus*.

Meckelian window: The large fenestra on the lingual side of the mandible, bordered by prearticular, postsplenial, dentary, and angular.

Mentomandibular ossification: A paired bone in the symphysis, representing the anterior portion of the mentomeckelian, the primordial cartilage of the mandible in gnathostomes, which ran along the canalis primordialis (MM).

Otic horn: The ascending process of the otic by which the neurocranium contacts the postparietal and supratemporal.

Parapophysis: The rib articulation facet of the intercentrum.

Postglenoid area: The region posterior to the glenoid facet of the mandible

(PGA). This term was introduced (Warren & Black 1985) to generally refer to this region without specifying by which elements it is formed.

Processus anterior: An anterior outgrowth of the epipterygoid.

Processus ascendens palatoquadrati: In its strict sense, this structure is confined to the embryonic and early larval stages of primitive tetrapods and the embryonic stages of amniotes. The ossified, late-ontogenetic counterpiece has long been referred to as the epipterygoid, although this ossification often encompasses more than just the processus ascendens palatoquadrati. In *Mastodonsaurus* the sphenethmoid process of the epipterygoid is most likely to represent an ossified portion of the processus ascendens.

Processus basalis: A posteromedial rudimentary process or simple facet rising from the epipterygoid footplate on its medial side.

Processus dorsalis: A rod-like, dorsomedial outgrowth of the epipterygoid connecting to the parietal lateral to the pineal foramen.

Processus hamatus: An anterodorsal extension of the glenoid area, formed by the articular, and framed by a dorsal ougrowth of the prearticular, forms a strong abutment against the quadrate trochlea.

Processus paroticus: An oblique, dorsolateral outgrowth of the exoccipital, which is blade-like in large capitosaurs and connects to the underside of the tabular; in older literature usually referred to as processus paroccipitalis.

Processus parasphenoidales: Posteromedial outgrowths of the vomers which underplate the cultriform process. In many capitosaurs these processes form prominent bulges, and are separated by a markedly countersunk area, the fodina vomeralis.

Processus posterior: A short and straight posterior outgrowth of the epipterygoid, by which the element connects to the lamina ascendens of the pterygoid.

Processus sphenethmoidalis: An anterodorsal process of the epipterygoid, connecting to the neurocranium in the sphenethmoid region, either by means of a simple abuttment, or sutural such as in *Mastodonsaurus*.

Processus submedullaris: A ventrally situated, anterior outgrowth of the exoccipital, situated below the foramen magnum and below the basioccipital rudiment of higher temnospondyls.

Processus subtympanicus: The process by which the exoccipital contacts the pterygoid in advanced capitosaurs.

Processus vomeralis: The ventral, posteriorly directed process of the premaxilla by which it connects to the vomer.

Processus uncinatus distalis: Crest or blade-like outgrowth of the stylus distal to the processus uncinatus proximalis and usually also distal to the main bending point of the rib.

Processus uncinatus proximalis: A crest or irregular outgrowth on the posterior flank of the dorsal rib face, proximal to the bending point of the stylus.

Stylus costae: The cylindrical shaft of the rib.

Sulcus accessorius: A short and blindly ending lateral sense canal immediately ventral and labial to the glenoid area, passing through the surangular and branching from the sulcus articularis.

Sulcus articularis: An oblique lateral sense canal running through the surangular and connecting the sulcus accessorius with the sulci dentalis and marginalis.

Sulcus dentalis: A long lateral sense canal running in parallel with the dental arcade of the mandible and passing through the surangular and dentary.

Sulcus infraorbitalis: The lateral sense canal lateral and ventral to the orbit, passing through squamosal, jugal, lacrimal, and maxilla.

Sulcus marginalis: A short lateral sense canal running through the angular and surangular, where it merges into the sulcus accessorius.

Sulcus supraorbitalis: The lateral sense canal medial and dorsal to the orbit, passing through premaxilla, nasal, lacrimal, prefrontal, frontal, postfrontal, postorbital and finally unites with the sulcus infraorbitalis on the jugal.

Sulcus temporalis: The lateral sense canal on the posterior skull table posteromedial to the orbit, passing through tabular, supratemporal, and postorbital, where it merges into the sulcus supraorbitalis.

Supinator process: An outgrowth of the anterodistal face of the humerus, facing anteroventrally. It is presumed that this process served as an attachment site for the supinator musculature, although the broad size and shape spectrum among early tetrapods and stem-amniotes suggests that this interpretation may not be universally correct.

Torus arcuatus: A bulge or thickening topping the labial wall of the adductor chamber and forming the labial margin of the adductor window, labial to the angulus adductoris.

Torus lingualis: A bulge or thickening topping the lingual wall of the adductor chamber and forming the labial margin of the adductor window.

Tuber articularis: The attachment site for the neural arch, in most intercentra situated dorsal and posterior to the facies pleurocentri.

Tuberculum: The dorsal facet on the head of the rib which articulates with the diapophysis.

Ventral proximal head: A stilette-like protuberance of the stapedial head ventral to the footplate, and usually separated from the latter, forming an articulation with the crista parapterygoidea of the parasphenoid (VPH). Synonym: processus ventralis.

Plate 1

Skull of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER, 1828) in dorsal view. This specimen was found in the alum mine at Gaildorf, and is the best preserved skull of this species among the finds made in the nineteenth century. Skull length 60 cm. SMNS 4698.

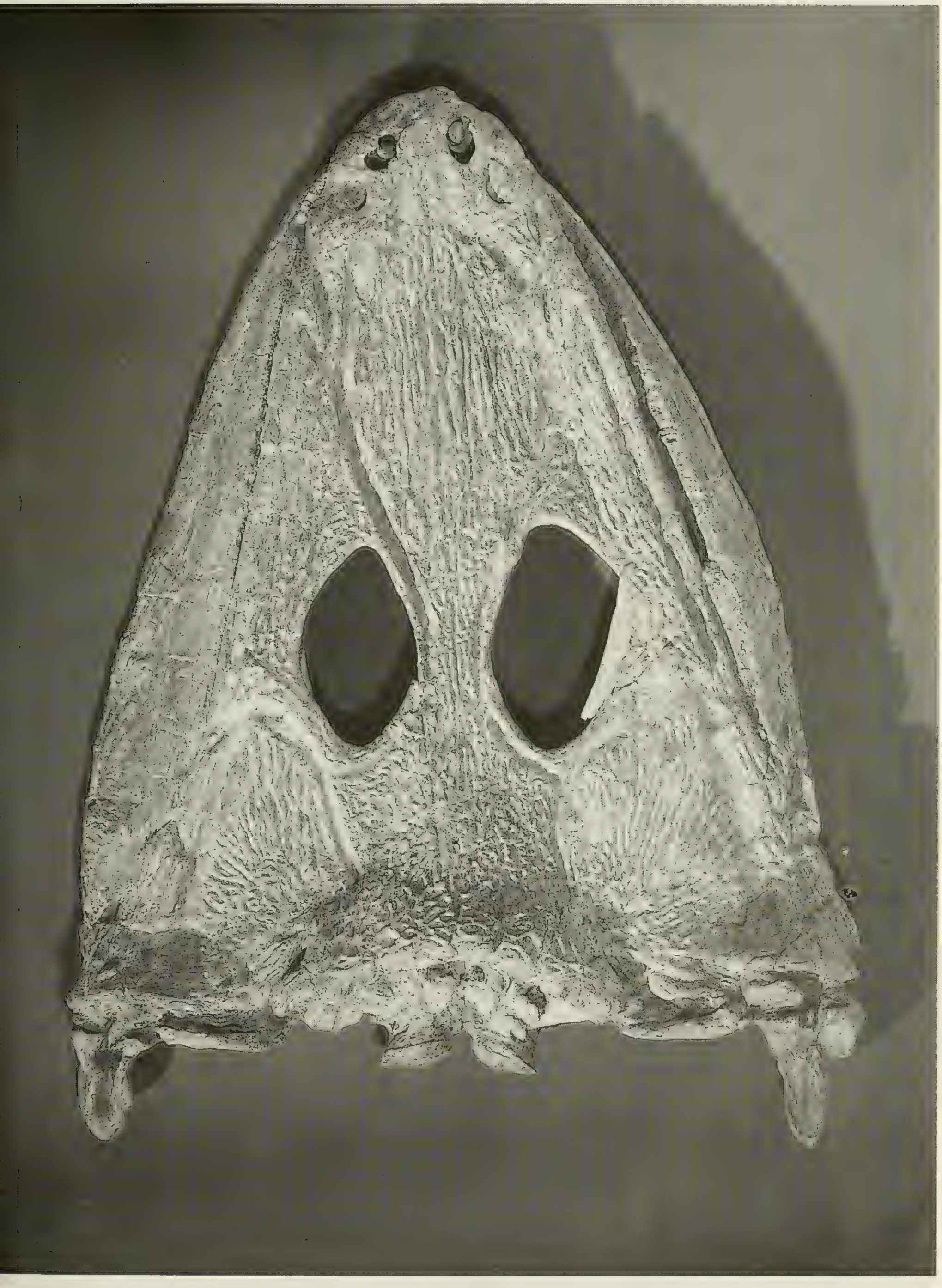
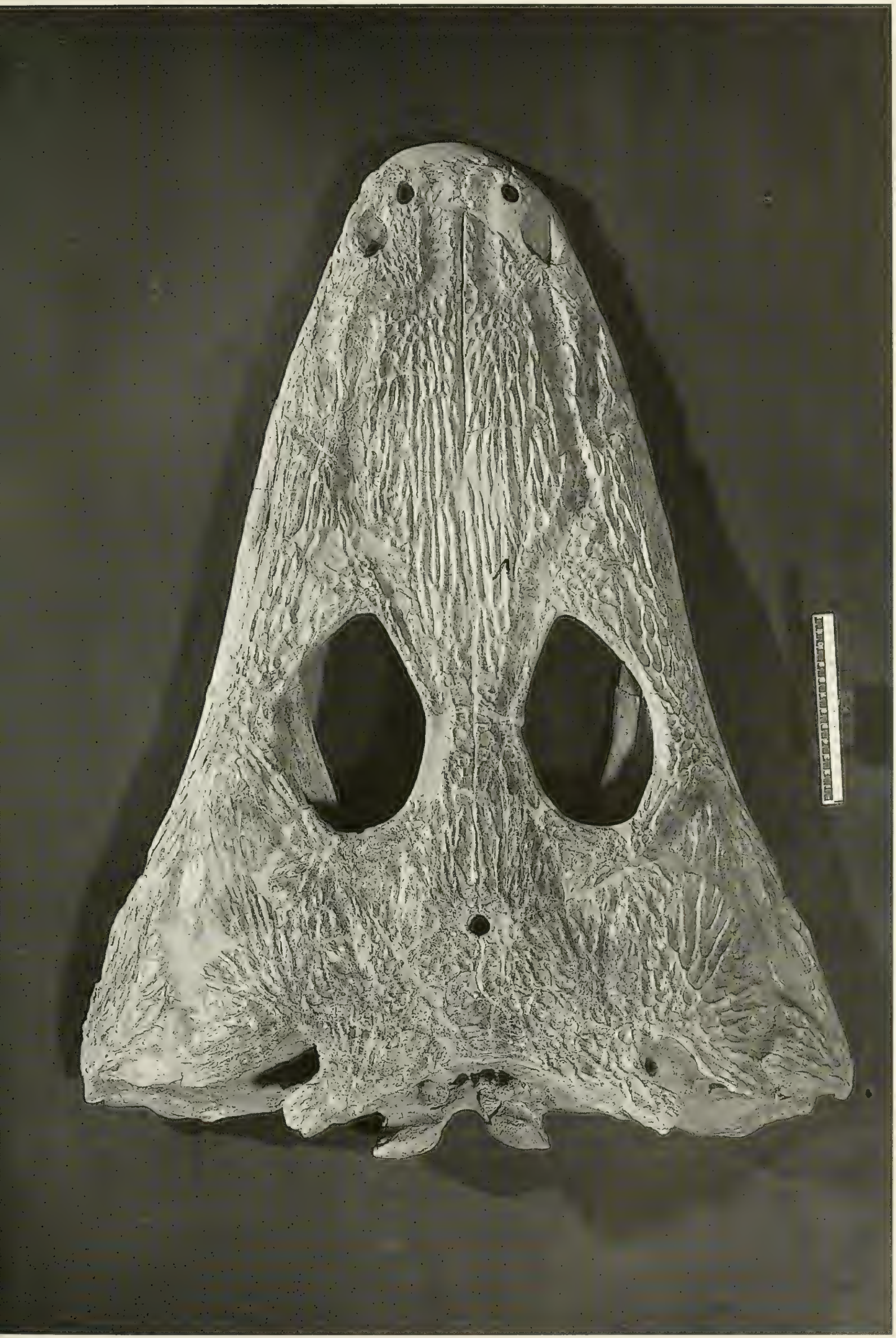


Plate 2

Skull of *Mastodonsaurus giganteus* in dorsal view. Best preserved specimen from Kupferzell, with completely preserved and uncrushed braincase. Skull length 60,5 cm. SMNS 54675. See also textfigures 1 and 9.



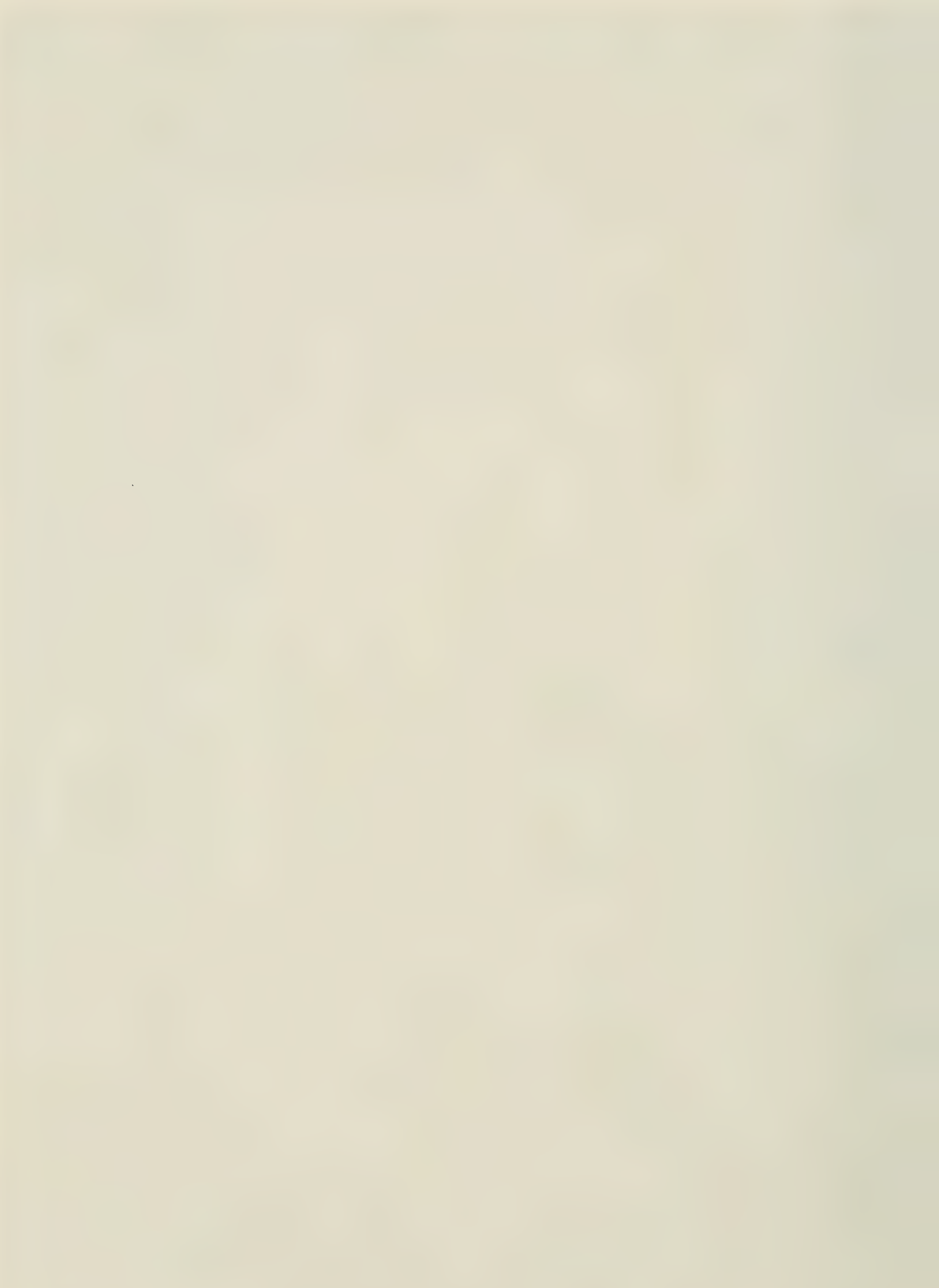


Plate 3

Skull of *Mastodonsaurus giganteus* in dorsal view. Kupferzell. Skull length 54,5 cm. SMNS 54678.

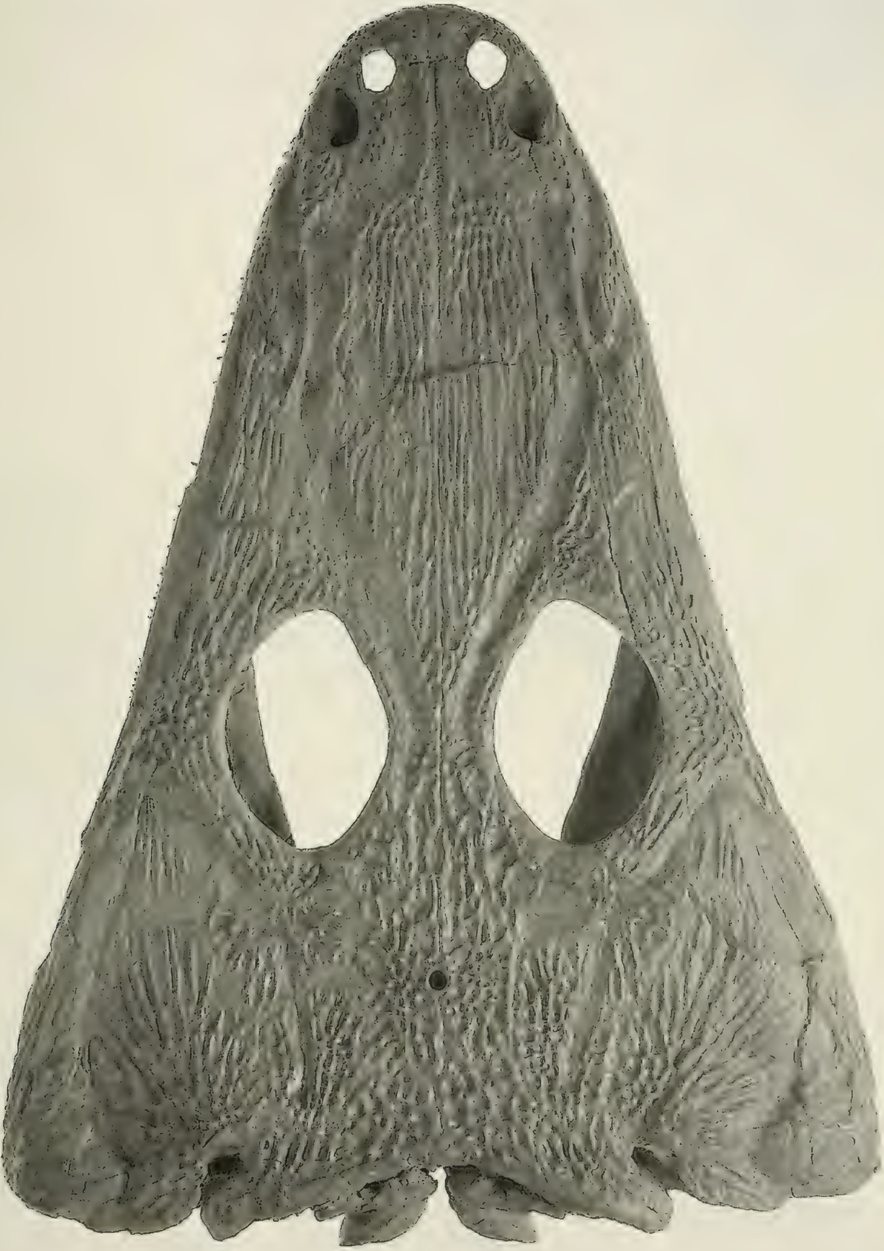
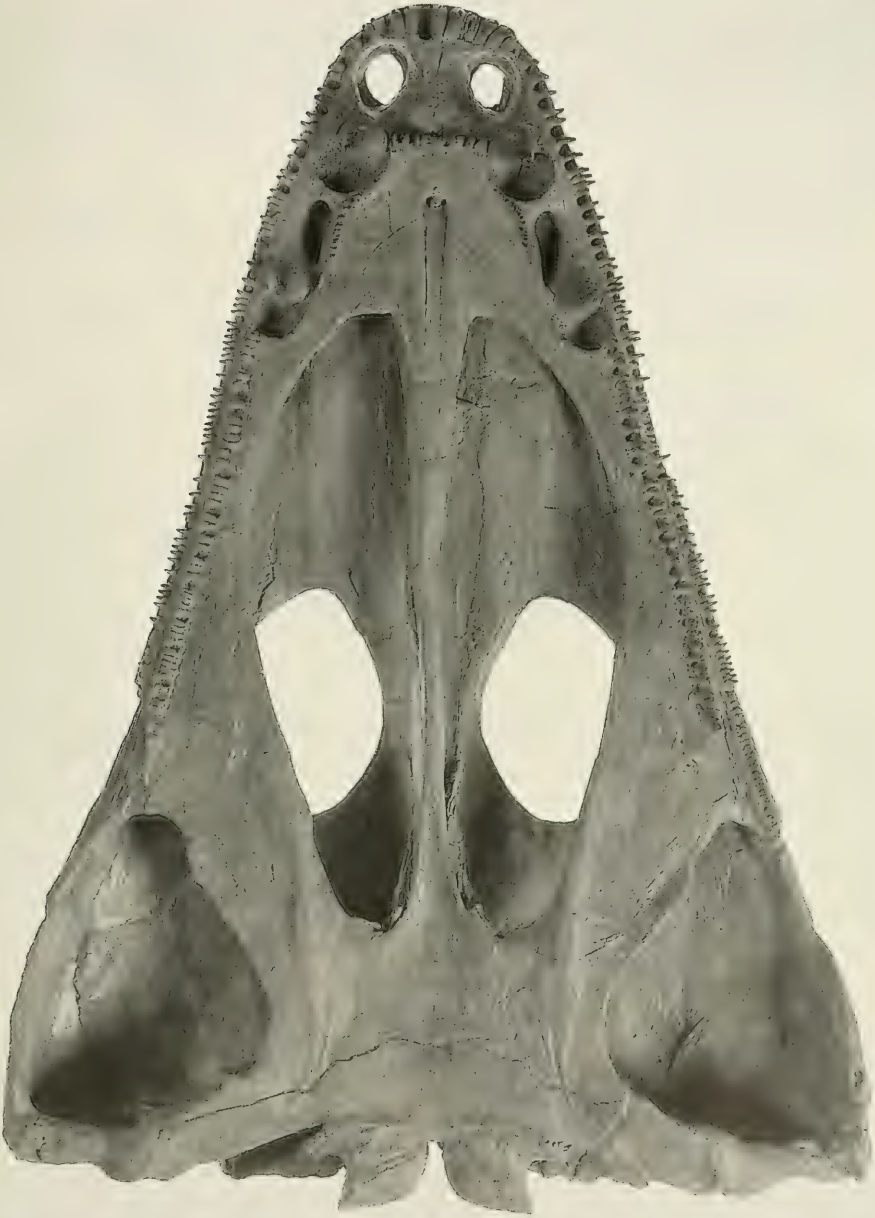


Plate 4

Skull of *Mastodonsaurus giganteus* in ventral view. Kupferzell. Same specimen as in plate 3.



ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 279	55 S., 12 Taf., 5 Abb., 2 Tab.	Stuttgart, 30. 12. 1999

Mikrofazies, Mikro- und Nannofossilien aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb)

Microfacies, Micro- and Nannofossils from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Swabian Alb)

Von Gunnar Bantel, Günter Schweigert, Martin Nose, Stuttgart
& Hans-Martin Schulz, Clausthal-Zellerfeld

Mit 12 Tafeln, 5 Abbildungen und 2 Tabellen

Abstract

The analysis of slabs, thin sections and SEM samples from the Nusplingen Lithographic Limestone provided new data on the micro- and nannofossil content. We identified radiolarians which were not found in etched samples for preservational reasons, coccolithophorids, calcisphaeres, probable coccoid bacteria, foraminifers, and bryozoans besides several problematic microfossils. Thin sections taken from turbidites give evidence of coral growth in the surroundings of the basin. A remarkable amount of the micrite is formed by coccolithophorids and their debris. The organic content is characterized as marine alginite. As a result of these observations the sedimentationary dynamics and controlling factors of this lithographic limestone deposit are discussed.

Zusammenfassung

An- und Dünnschliffe sowie rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen im Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, SW Schwäbische Alb) lieferten eine Vielzahl bisher von dort unbekannter Mikro- und Nannofossilien, darunter bestimmte, erhaltungsbedingt in Ätzproben nicht nachweisbare Radiolarien, Coccolithophoriden, Calcisphaeren, fragliche coccale Bakterien, verschiedene Foraminiferen, Bryozoen sowie einige Mikroproblematika. In Dünnschliffen von Turbiditlagen wurden erstmals auch Hinweise auf Korallenwachstum am Rande der Plattenkalkwannen gefunden. Die Coccolithophoriden lieferten einen wesentlichen Anteil an der mikritischen Fraktion des Plattenkalks. Der Gehalt an organischer Substanz kann als mariner Alginit verstanden werden. Zusammenfassend werden Sedimentationsdynamik und steuernde Faktoren der Plattenkalkablagerung diskutiert.

SMITHSONIAN
APR 12 2000
LIBRARIES

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Arbeitsmethoden 3
   2.1. REM-Untersuchungen 3
   2.2. Dünnschliffuntersuchungen 3
   2.3. Gesteinsanschliffe 4
   2.4. Sonstige Untersuchungen 5
3. Mikrofazies-Analysen im Nusplinger Plattenkalk 7
   3.1. Kalkbänke im Plattenkalkprofil des Egesheimer Steinbruchs 7
   3.2. Kalkbänke im Plattenkalkprofil des Nusplinger Steinbruchs 10
   3.3. Die Plattenkalke 13
4. Nannofossilien des Nusplinger Plattenkalks 14
   4.1. Coccolithophoriden 14
   4.2. Calcisphären 14
   4.3. Coccale Bakterien 15
5. Mikro- und Mesofossilien im Nusplinger Plattenkalk 15
   5.1. Radiolarien 15
   5.2. Foraminiferen 20
   5.3. Schwämme und Bryozoen 21
   5.4. Korallen 22
   5.5. *Saccocoma* 23
   5.6. Mikroproblematika 24
6. Sedimentationsdynamik und steuernde Faktoren 24
7. Ausblick 27
8. Literatur 27

1. Einleitung

Mikrofazielle Untersuchungen im Nusplinger Plattenkalk wurden bisher von Fuchs (1937) sowie von Temmler (1964, 1966) vorgenommen. Während in der ersten genannten Arbeit lediglich eine äußerst knappe und nicht weiter differenzierende Beschreibung von Dünnschliffen unter Nennung einiger Komponenten gegeben wurde, lag der Schwerpunkt der Temmler'schen Arbeiten ganz auf sedimentologischem Gebiet. Bei einer Dokumentation der Karbonatgesteine des Schwäbischen Oberjura im Rahmen einer Diplomarbeit wurde der Nusplinger Plattenkalk nur stichprobenartig beprobt (Schneider 1969). In einer Profildokumentation von Dietl et al. (1998) wurde die Mikrofazies einiger Turbiditbänke innerhalb des Nusplinger Plattenkalks und in den unterlagernden Liegenden Bankkalken beschrieben. Auf die Mikrofazies der Plattenkalklagen selbst wurde hingegen nicht eingegangen. Ätzproben aus dem Nusplinger Plattenkalk untersuchte bereits Schairer (1971). Er erkannte dabei den Gehalt an allochthonen Sedimentpartikeln. Gezielte Probennahmen führten jüngst zur Entdeckung einer verhältnismäßig reichen Radiolarienfauna (Zügel et al. 1998). Eine systematische Untersuchung der Mikrofazies sämtlicher Kalkbänke des Plattenkalkprofils und vor allem auch der einzelnen Plattenkalk-Pakete selbst sowie Untersuchungen über die Ultrastruktur des Plattenkalks fehlten somit bislang. Diese Kenntnislücke zu schließen war die Aufgabenstellung einer Diplomarbeit am Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Stuttgart (Bantel 1999). Wesentliche Ergebnisse dieser Untersuchungen sowie einige ergänzende geochemische und mineralogische Daten werden hier vorgelegt.

Die untersuchten Proben und Dünnschliffe aus den Profilen des Nusplinger und Egesheimer Steinbruchs (Abb. 1) mit abgebildetem Material sind am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart hinterlegt. Zusätzliches Schliffmaterial befindet sich am Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Stuttgart.

Abkürzungen im Text:

SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
v. o.	von oben

Dank

Die Herstellung zahlreicher Dünnschliffe verdanken wir Herrn R. Weingand (Stuttgart). Eine Einführung und vielfältige Hilfestellung bei der Arbeit am Rasterelektronenmikroskop gab Herr Dr. A. Fels (Stuttgart). Für seine Unterstützung bei der Bestimmung von Nannofossilien danken wir darüber hinaus ganz besonders Herrn Prof. Dr. H. Keupp (Berlin), für seine Begutachtung eines Mikroproblematikums Herrn Dr. W. Werner (München). Auskünfte über den Fossilinhalt von ihm untersuchter weiterer Sedimentproben gab freundlicherweise Herr Dr. W. Riegraf (Münster). Die RBA-Analytik zur Bestimmung der Mineralphasen führte Herr Dr. C.-D. Sattler (Clausthal) aus. Die Grabung im Nusplinger Plattenkalk und deren Auswertung wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft großzügig gefördert (Projekt DI 680/1–2), wofür unser Dank ausgesprochen wird.

2. Arbeitsmethoden

2.1. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen wurden bisher mit großem Erfolg in Plattenkalken der Südlichen Frankenalb angewandt und führten dort zur Entdeckung von teilweise gut erhaltenem Nannoplankton, darunter vor allem von Coccolithophoriden und sogenannten „Calcisphären“ (Keupp 1977a, 1977b, 1978, 1993). Bei seinen sedimentologischen Untersuchungen des Nusplinger Plattenkalks untersuchte Temmler (1964) lediglich eine einzelne Probe auf ihre Ultrastruktur. Diese Probe stammte jedoch nicht aus dem eigentlichen Plattenkalk, sondern aus der Feinfraktion einer turbiditischen Kalkbank und ist daher auch nicht unbedingt repräsentativ für den Nusplinger Plattenkalk.

Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen wurden mit einem Gerät der Firma CamScan bei einer Spannung von 20 kV hergestellt. Die untersuchten REM-Proben waren mit Gold bedampft.

2.2. Dünnschliffuntersuchungen

Mikrofazielle Untersuchungen in Karbonatgesteinen des Schwäbisch-Fränkischen Oberjura konzentrierten sich weitgehend auf komponentenreiche Riffgesteine. Plattenkalke und damit assoziierte Karbonate wurden hingegen vergleichsweise selten mikrofaziell untersucht (z. B. Schairer & Lupu 1969; Keupp 1993; Meyer & Schmidt-Kaler 1994; Keupp & Matyszkiewicz 1997). Ein Grund hierfür mag die geringe Aussagekraft feiner Komponenten in den üblicherweise senkrecht zur Schichtung angefertigten Schliffen sein. Eine Identifizierung von Komponenten ist darin nur ausnahmsweise möglich. Erfolgversprechender erschien deswegen der Ansatz, von den Plattenkalken neben den senkrecht zur Schichtung geschnittenen auch schichtparallele Schliffe herzustellen. Dadurch werden die Schnitteffekte bei den Komponenten reduziert, so daß der Anteil bestimmbarer Komponenten erheblich zunimmt. Bei entmischten Gesteinen, wie bei Turbiditen oder bioturbaten Kalkbänken, spielt dagegen die Orientierung des Schliffs zur Identifizierung von Komponenten zumindest in der Grobfraktion keine Rolle.

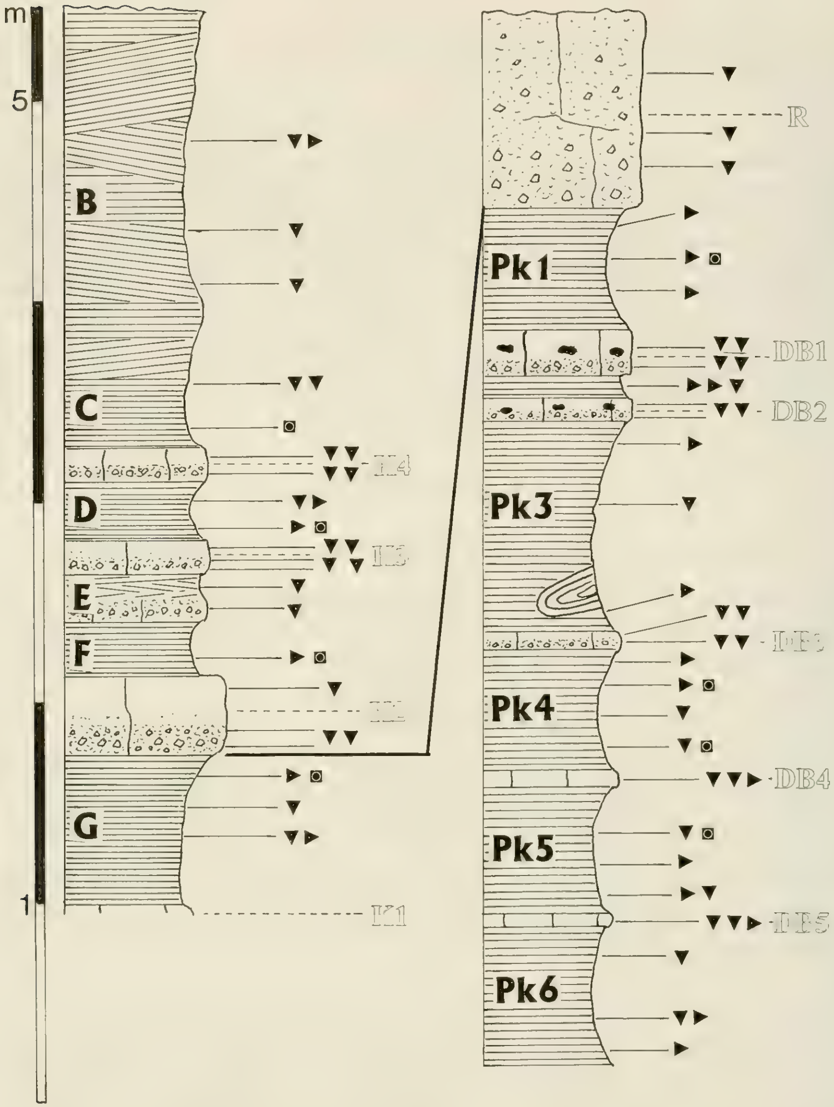


Abb. 1. Aufgeschlossene Profile des Nusplinger Plattenkalks im Nusplinger Steinbruch (Westwand der Grabungsstelle, linkes Profil) und im Egesheimer Steinbruch (rechtes Profil) mit Angabe der entnommenen Proben für vorliegende Untersuchung. Schichtbezeichnungen nach Aldinger (1930) und Dietl et al. (1998). ■ = REM-Probe; ▼ = Dünnschliff senkrecht zur Schichtung; ► = Dünnschliff parallel zur Schichtung.

2.3. Gesteinsanschliffe

Um einen Überblick über sedimentationsdynamische Aspekte von Turbiditbänken oder über eine mögliche Rhythmik in der Plattenkalksedimentation zu gewinnen, wurden zusätzlich zu den Dünnschliffen auch einige Anschliffe hergestellt, welche die aus Kernbohrungen gewonnenen Erkenntnisse (Dietl et al. 1998) ergänzen sollten.

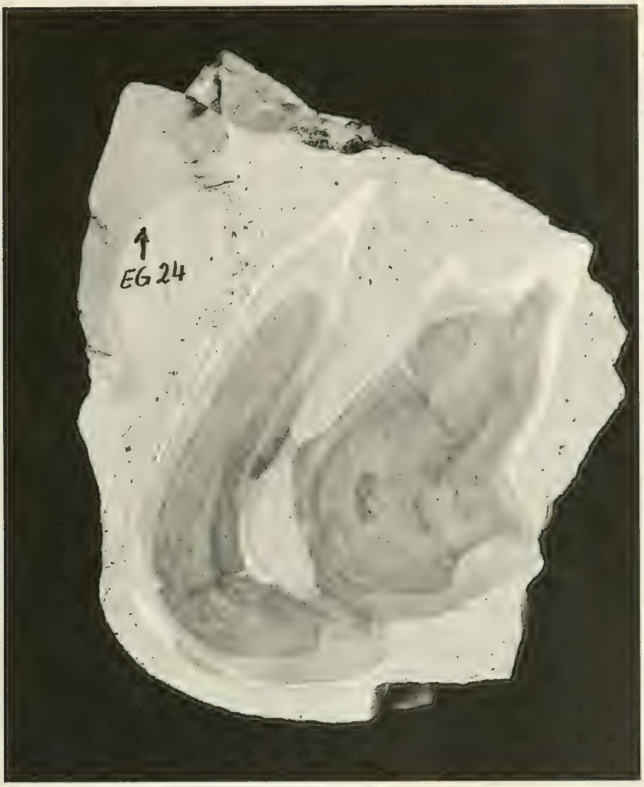


Abb. 2. Faltenstruktur im Plattenkalk Pk 3 des Egesheimer Steinbruchs. Die Verkieselung setzte vor der Faltenbildung ein, da die verkieselten Plattenkalklagen mitdeformiert sind. Höhe ca. 9 cm (Foto J. KLEIN, Stuttgart); SMNS Inv.-Nr. 64151.

Im Bereich einer Gleitfaltenstruktur im Plattenkalk Pk3 des Egesheimer Steinbruchs zeigte sich, daß die Silifizierung im Gestein frühdiagenetisch entstanden sein muß, da die partiell verkieselten Plattenkalklagen mitdeformiert wurden (Abb. 2). Ähnliche Beobachtungen wurden auch in Plattenkalken der südlichen Frankenalb gemacht (v. FREYBERG 1964: Taf. 9). Biostratinomische Beobachtungen wie Silexausfällungen im Bereich von Ammonitenwohnkammern oder in stratiforme Silexlagen hineinspießende Belemnitenrostren weisen im Nusplinger Plattenkalk ebenfalls auf eine sehr frühe Silifizierung hin.

2.4. Sonstige Untersuchungen

Für insgesamt 4 Sedimentproben der Plattenkalkabschnitte C, D, F und G im Nusplinger Steinbruch wurden neben Dünnschliff- und rasterelektronischen Untersuchungen auch RBA-Analysen der auftretenden Mineralphasen (Abb. 3) sowie Gesamtbestimmungen des organischen Kohlenstoffs sowie des Schwefels (Tab. 1) vorgenommen. Dabei zeigte sich wie erwartet eine direkte Korrelation des C_{org}-Gehalts mit dem Gesamt-Schwefel. Die RBA-Analytik ergab in allen vier untersuchten Plattenkalkproben den Nachweis der Dominanz von Kalzit. Daneben konnte etwas

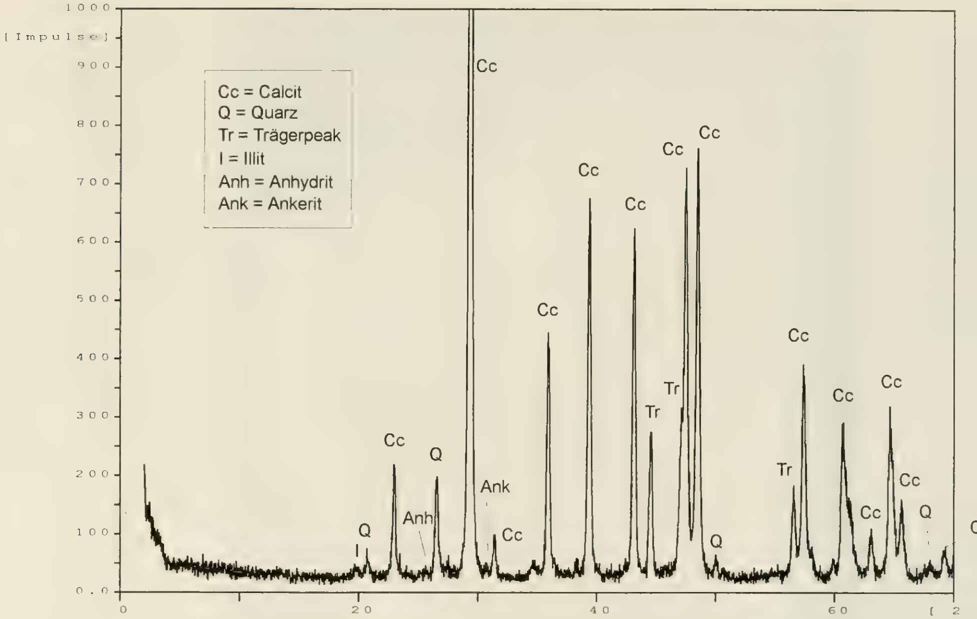


Abb. 3. RBA-Analysen der auftretenden Mineralphasen des Nusplinger Plattenkalks. Probe aus Schicht C des Nusplinger Steinbruchs.

Quarz neben Tonmineralen (meist Illit), Ankerit und Anhydrit nachgewiesen werden. Fraglich ist der Nachweis von Pyrit, der jedoch in Gestalt von typischen framboidalen Aggregaten in einigen REM-Proben festgestellt werden konnte (Taf. 1, Fig. 1–2). Eine Analyse der organischen Petrographie ergab den Nachweis von Alginiten (Taf. 1, Fig. 3) in den Proben der bituminösen Plattenkalke D, F und G, sowie etwas detritischem Liptinit im Plattenkalk G. Da trotz zahlreicher makroskopisch erkennbarer Landpflanzenreste lediglich in einer Probe aus F Huminite/Vitrinite, jedoch kaum Inertinite nachweisbar waren, ist ein Einfluß von Landpflanzenmaterial auf den Gehalt an organischer Substanz von untergeordneter Bedeutung.

Tab. 1. Bestimmungen des C_{org}-Gehalts und des Gesamt-Schwefels in Plattenkalkproben von Nusplingen.

Plattenkalk-Probe	C_{org} [%]	S_{gesamt} [%]
Schicht C	0,09	0,03
Schicht D	0,18	0,04
Schicht F	0,40–0,99	0,06
Schicht G	0,08	0,03

3. Mikrofazies-Analysen im Nusplinger Plattenkalk

3.1. Kalkbänke im Plattenkalkprofil des Egesheimer Steinbruchs

3.1.1. Die turbiditische Riffschuttbank R

Die Bank „R" ist im Bereich des Egesheimer Steinbruchs etwa 1 Meter mächtig, also deutlich mächtiger als die damit korrelierende Bank K2 weiter im Beckeninnern der „Westerberg-Wanne". Die Basis dieser Bank besteht aus einem nahezu detritusfreien Mikrit. Der darüber folgende Abschnitt weist ein komponentengestütztes Gefüge mit einer mikritischen, teilweise auch sparitischen oder pseudosparitischen Grundmasse auf. Einzelne größere Komponenten sind in die mikritische Unterlage eingedrückt oder werden sogar völlig von dieser umschlossen. Der grobdetritische Abschnitt von Bank R stellt einen Pack- bis Grainstone dar, wobei bereichsweise Übergänge zu einem Rudstone bestehen. Die Zemente können durch Silex ersetzt sein. Öfters beobachtet man auch eine selektive Dolomitisierung des Porenraums. An Komponenten enthält der detritische Abschnitt hauptsächlich peloidal, seltener stromatolithisch strukturierte Mikrobenkrustenfragmente, Lithoklasten und Peloide. Foraminiferen sind nicht selten, darunter besonders häufig *„Tubiphytes" morronensis* und verschiedene inkrustierende Formen. Echinodermenreste weisen teilweise syntaxiale Zemente auf; andere sind oberflächlich angebohrt. Daneben kommen Brachiopoden- und Muschelschalen, *Terebella*-Röhren und kleine Bryozoenkolonien vor. Bemerkenswert ist das gelegentliche Auftreten von kleineren Kalkooiden (–0,3 mm) sowie von Korallenkelchen (Taf. 9, Fig. 1). Bei letzteren scheint es sich um Reste einfacher Kolonien zu handeln. In mikritischen Lithoklasten finden sich dieselben feindetrischen Fossilreste wie in der Plattenkalk-Fazies: Radiolarien, Schwammspicula, Rhaxe, „sphärische Komponenten" und *Saccocoma*-Skelettelemente.

Im obersten Bankbereich von „R" tritt ein matrixgestütztes Gefüge auf, das einen lagigen internen Aufbau zeigt. Dieser kommt durch einen Wechsel im Komponentengehalt zustande. Die aufeinanderfolgenden Lagen sind nicht eben, sondern etwas gewellt bzw. flaserig angeordnet.

3.1.2. Die Turbiditbank DB1

Die turbiditische Kalkbank DB1 ist im Egesheimer Steinbruch in einer Mächtigkeit von knapp 25 cm aufgeschlossen. An ihrer Basis liegt ein schwach laminierter Wackestone mit einem Komponentengehalt von 15–20 % vor, wobei sich die Komponenten nicht von denjenigen der Plattenkalke unterscheiden. Nach oben nimmt der Komponentengehalt sogar noch leicht ab. Darüber folgt mit stark zerlappter Grenze der grobdetritische Abschnitt von DB1. Das Gefüge ist nun komponentengestützt, der Porenraum mit blockigem Kalzitzement erfüllt. Teilweise ist der Porenraum auch verkieselt. Im untersten Teil des detritischen Abschnitts ist die Sortierung der Komponenten schlecht. Die Korngröße schwankt zwischen weniger als 0,5 mm und mehr als 1 cm. Darüber ist eine Korngrößenabnahme zu verzeichnen, die sich in mehreren Zyklothemen von jeweils abnehmender Mächtigkeit vollzieht. Die Rundung und Sortierung wird dabei mit abnehmender Korngröße deutlich besser. Teilweise treten in diesem Bereich linsenartige Verkieselungen auf. Die detritischen Komponenten bestehen aus Lithoklasten, Peloiden und Fragmenten von Mikrobenkrusten. Hinzu kommen *Terebella*-Röhren, Foraminiferen, darunter vor allem „*Tubiphytes*", sowie Echinodermenreste und vereinzelte Bryozoen. In manchen mikritischen Lithoklasten kommen Radiolarien und *Saccocoma*-Skelettreste vor, die deren Herkunft als aufgearbeitetes Plattenkalk-Sediment anzeigen. In den Mikrobenkrusten-Fragmenten sind hingegen öfters Foraminiferen sowie Schwamm- und Schalenreste eingelagert.

In den mikritischen Bankabschnitten tritt dieselbe Komponentenzusammensetzung auf wie im eigentlichen Plattenkalk, jedoch fehlt im allgemeinen eine Einregelung der Komponenten.

3.1.3. Die Turbiditbank DB2

Die Bank DB2 ist etwa 12 cm mächtig. Sie wird im unteren Teil aus einem Wackestone mit einem Komponentengehalt von 12–15 % aufgebaut. Die Zahl der Komponenten schwankt lagenweise, was zu einer gewissen Lamination führt. Eine schichtparallele Einregelung der Komponenten ist deutlich erkennbar. Der Fossilbestand setzt sich aus den gleichen Komponenten zusammen, wie sie auch in der Plattenkalk-Fazies auftreten (Radiolarien, Spicula, *Saccocoma*-Reste, Rhaxe, ? Ostracoden-Schalen). Über einem mikritischen Basisbereich folgt mit scharfer, aber unebener Grenzfläche grober Detritus. Innerhalb des Detritus fallen zahlreiche Klasten aus aufgearbeitetem Material des Untergrunds auf. Der grobdetritische Abschnitt ist komponentengestützt. Der Porenraum ist meist sparitisch zementiert, teilweise aber auch verkieselt. Lagenweise ist er jedoch auch mit mikritischer Matrix verfüllt. Innerhalb des grobdetritischen Bereichs der Bank folgen mehrere Gradierungs-Zyklotheme, deren Korngröße von unten nach oben jeweils abnimmt. Den Hauptanteil der Komponenten stellen Lithoklasten, Peloide und Mikrobenkrusten-Fragmente mit einem diffusen peloidalen Gefüge. An biogenen Komponenten treten Echinodermenreste (teilweise mit syntaxialen Zementsäumen), verschiedene Foraminiferen, darunter häufig „*Tubiphytes*" *morronensis*, Aptychen und Schalenreste von Brachiopoden auf. *Terebella*-Röhren sind eher selten. In den feinerdetritischen Bereichen kommen auch Radiolarien hinzu. Die Sortierung und Rundung der Komponenten ist in den gröberen Bereichen mäßig, wird aber in der feineren Fraktion besser. Zum Top der Bank erfolgt ein allmählicher Übergang in einen Bioklast-Wackestone, der demjenigen im basalen Abschnitt faziell entspricht. Innerhalb der Bank kommen verkieselte Zonen vor, in deren Zentrum die Komponenten nahezu ausgelöscht sind. Im Randbereich dieser Verkieselungen sind die biogenen Bestandteile hingegen gut erhalten, besonders Radiolarien, Schwammspicula und Foraminiferen.

3.1.3. Die Turbiditbank DB3

Die etwa 9 cm mächtige Kalkbank DB3 ist aus einer grobdetritischen Bank hervorgegangen. Die Basis der Bank ist scharf, aber uneben. Bereits an der Basis wird die maximale Korngröße von ca. 2 mm erreicht, wobei die Sortierung als schlecht, die Rundung nur als mäßig zu bezeichnen ist. Eine Gradierung ist zunächst nur undeutlich zu erkennen. Der Porenraum wird von blockigem Kalzit erfüllt. Teilweise scheint jedoch auch eine Pseudosparitbildung im Porenraum eingesetzt zu haben. Außerdem kommen Verkieselungen vor. An Komponenten treten Lithoklasten, Peloide und Reste von Mikrobenkrusten auf. An Biogenen sind Schalen von Muscheln, Brachiopoden und Reste von Echinodermen zu nennen. Ausgesprochen häufig sind porzellanschalige Foraminiferen. Nur vereinzelt kommen dagegen „*Tubiphytes*“ und *Terebella*-Röhren vor.

Im höheren Teil der Bank DB3 kommt es zu einer Wechsellagerung von Packstone- und Grainstonelagen, wobei sich der Wechsel relativ rasch vollzieht. In den Grainstones dieser höheren Lagen ist die Sortierung und Rundung gegenüber der Basis deutlich verbessert. Auch hier kommen noch verkieselte Bereiche vor.

Im obersten Abschnitt vollzieht sich ein Wechsel von einem komponentengestützten Gefüge zu einem Wackestone bis Mudstone, wobei abiogener Detritus völlig fehlt. Statt dessen tritt der plattenkalktypische Feindetritus aus Radiolarien, *Saccocoma*-Skelettelementen und ähnlichem auf. Eine Lamination ist jedoch im Gegensatz zum darüberfolgenden Plattenkalk nicht entwickelt.

3.1.4. Die mikritische Kalkbank DB4

Die etwa 8 cm mächtige Kalkbank DB4 zeichnet sich im Egesheimer Steinbruch durch ein matrixgestütztes Gefüge und das völlige Fehlen von grobdetritischen Lagen aus. Mikrofaziell handelt es sich um einen Bioklast-Wackestone bis Mudstone. Innerhalb der Bank treten Zonen mit unterschiedlich hohem Komponentengehalt auf. Dadurch entsteht eine bereits mit bloßem Auge erkennbare Feinschichtung, jedoch kein Trennflächengefüge. Der Komponentengehalt beträgt durchschnittlich etwa 12–15 %. Teilweise treten dabei Bereiche auf, die nahezu frei von Biogenen sind. Gegenüber den unter- und überlagernden Plattenkalken unterscheidet sich die Bank DB4 durch ihren muscheligen Bruch, der durch den erheblich verminderten Komponentengehalt des Sediments und eine nahezu fehlende Einregelung der Komponenten hervorgerufen wird. Die Art der Komponenten ist ungefähr dieselbe wie im Plattenkalk (Radiolarien, *Saccocoma*-Skelettelemente, „sphärische Komponenten“). Daneben kommen gelegentlich Aptychenreste vor. Bei einem Lamellaptychus war eine eigentümliche Serpelröhre aufgewachsen (Taf. 12, Fig. 4), die für eine Umlagerung dieser Komponente spricht.

3.1.5. Die bioturbate Kalkbank DB5

Die Kalkbank DB5 besitzt im Egesheimer Steinbruch eine Mächtigkeit von lediglich 6 cm und weist ebenso wie die Bank DB4 keinen grobdetritischen Abschnitt auf. Die Bank unterscheidet sich makroskopisch von den Plattenkalklagen durch ihren muscheligen Bruch, der auf die fehlende Lamination zurückzuführen ist. Im unteren Abschnitt der Bank sind die Komponenten jedoch noch schichtparallel eingeregelt. Nach oben nehmen Zahl und Größe der auftretenden Komponenten ab. Sphärische Komponenten, die nicht eindeutig näher bestimmbar sind, stellen 40–50 % des Detritusanteils. Daneben kommen verschiedene Radiolarien, *Saccocoma*-Reste und ganz untergeordnet Foraminiferen vor. Der Komponentengehalt ist mit etwa 15–20 % etwas niedriger als in der Plattenkalk-Fazies. Auffällig ist die Abnahme der Zahl sphärischer Komponenten zugunsten von *Saccocoma*-Skelettelementen von der Basis zum Top der Bank.

3.1.6. Die Turbiditbank DB6

Die Bank DB6 bildet das Unterlager des Plattenkalk-Profils im Egesheimer Steinbruch (vgl. DIETL et al. 1998). Sie wurde nicht mikrofaziell untersucht, besteht aber aus einem unteren, brekziös entwickelten Abschnitt und einem mikritischen oberen Abschnitt. Die Bank spaltet an der Grenze beider Abschnitte auf. Der brekziöse Abschnitt ist vergleichsweise feinkörnig und enthält an Biodetritus auffällig viel Echinodermenschutt.

3.2. Kalkbänke im Plattenkalkprofil des Nusplinger Steinbruchs

3.2.1. Die überlagernden Schuttbänke (K6)

Der Bereich der von ALDINGER (1930) mit K6 bezeichneten, den eigentlichen Plattenkalk überlagernden Schichten, ist im Bereich des Nusplinger Steinbruchs dreigeteilt.

Über dem Plattenkalk A folgt zunächst eine Lage aus allochthonen Blöcken, die den umgebenden Riffen entstammen. Texturell handelt es sich bei letzteren um einen Bound- bis Rudstone mit Wackestone-Bereichen. Die groben Komponenten liegen in einer mikritischen Matrix. Häufig kann man bänderartige Zonen einer Dolomitisierung erkennen. Der Komponentenbestand setzt sich vorwiegend aus Biogenen zusammen, darunter Foraminiferen (v.a. „*Tubiphytes*“ *morronensis*), Schwammreste, *Terebella*-Röhren, Echinodermenreste, Muschel- und Brachiopodenschalen sowie gelegentlich auch Korallenkelche. In mikritischen Bereichen dieses Abschnitts sind *Saccocoma*-Skelettelemente häufig. Innerhalb der allochthonen Blöcke kommen nicht selten Geopetalgefüge vor, die gegenüber der heutigen horizontalen Lagerung deutlich verstellt sind. In einer Plattenkalkbohrung nördlich des Steinbruchs wurden sogar senkrechte Geopetalgefüge angetroffen.

Über den allochthonen Blöcken folgt eine Zone, die weitgehend dem Aufbau einer grobdetritischen Kalkbank in tieferen Profilabschnitten des Nusplinger Steinbruchs entspricht. An der Basis tritt zunächst ein komponentenarmer Mikrit auf, der zahlreiche Dolomitkristallite führt. Darüber folgt mit scharfer, aber zerlappter Grenze ein sparitisch zementierter grobdetritischer Abschnitt, der mehrere Gradierungszyklotheme aufweist. Die Korngröße an der Basis jedes Zyklothems nimmt dabei sukzessive ab, ebenso die Mächtigkeit der einzelnen Lagen. Sortierung und Kornrundung nehmen nach oben hin zu, der Auswaschungsgrad hingegen ab. Der „abiotische“ Detritus wird aus Peloiden, Lithoklasten und Mikrobenkrusten gebildet. Das Inventar an biogenen Komponenten setzt sich aus zahlreichen Foraminiferen (v. a. „*Tubiphytes*“ *morronensis*), *Terebella*-Röhren und Echinodermenresten, sowie untergeordnet aus Brachiopodenschalen und Bryozoen zusammen. Schwammspicula sind relativ selten. In einer Schliffprobe aus dieser Bank konnte auch ein Korallenkelch nachgewiesen werden.

Den Abschluß des Profils bildet eine brekziöse Lage. Sie besitzt ein korngestütztes Gefüge. Der Komponentenanteil beträgt mehr als 50 %, wobei sehr viele Klasten größer als 2 mm sind. Die Sortierung und Rundung der beteiligten Komponenten ist schlecht; eine Gradierung ist nicht erkennbar. Der Hauptanteil der Komponenten wird aus Lithoklasten und Mikrobenkrusten gebildet. Letztere zeigen eine peloidale Textur. Innerhalb der Klasten kommen zahlreiche Schwammreste mit hexactinosem Gitterbau vor. Häufig sind auch Foraminiferen, wobei „*Tubiphytes*“ wesentlich seltener ist als in den tieferen Profilabschnitten. Auch Echinodermenreste und *Terebella*-Röhren kommen nur vereinzelt vor. Bemerkenswert sind wiederum die Nachweise von kleinen Korallenkelchen. In der feineren Fraktion sind *Saccocoma*-Reste, Radiolarien, Schalenfragmente und Schwammspicula enthalten.

3.2.2. Die Turbiditbank K5

Die Kalkbank K5 ist im Bereich des Nusplinger Steinbruchs nur etwa 10 cm mächtig. An ihrer Basis ist ein Mikrit mit einem Komponentengehalt von etwa 20 % ausgebildet (Wackestone). Darüber folgt gröberer Detritus, dessen Komponenten teilweise tief in den Mikrit eingedrungen sind. Umgekehrt befinden sich einzelne fetzenartige mikritische Lithoklasten inmitten des detritischen Bereichs. Letzterer wird abwechselnd aus Grain- und Packstones aufgebaut, die in mehreren Zyklothemen aufeinanderfolgen. Dabei nimmt die Korngröße innerhalb jedes Zyklothems kontinuierlich ab. An Komponenten treten Lithoklasten, Peloide und Mikrobenkrusten auf. Hinzu kommen Foraminiferen, Echinodermenreste, hexactinose Schwammreste mit kalzitisiertem Skelett und Schalenfragmente von Brachiopoden. „*Tubiphytes*“ *morronensis* tritt in der Bank K5 nur untergeordnet auf. Sortierung und Rundung der Komponenten sind im feinerkörnigen Bereich der Zyklotheme deutlich besser als an der Basis. Die Grainstone-Partien erscheinen im Handstück dunkel und enthalten ebenfalls dunkle, stark zerlappte, verkieselte Flecken. Der Grad der Verkieselung nimmt im feinerkörnigen Bereich zu.

Im höheren Bankbereich sinkt der Komponentenanteil bis unter 10 %. In den mikritischen Partien sowie in der mikritischen Grundmasse der gröberen Fraktion kommen dieselben Biogene wie im Plattenkalk vor (Radiolarien, *Saccocoma*-Skelettelemente, Schwammspicula).

3.2.3. Die Turbiditbank K4

Die gradierte Turbiditbank K4 erreicht im Nusplinger Steinbruch eine Mächtigkeit von bis zu 16 cm. Die Grenzfläche zwischen dieser Bank und dem unterlagernden Plattenkalk D ist uneben. Die Basis der Bank besteht aus grobem Detritus, der jedoch seine maximale Korngröße erst 0,5 bis 2,5 cm über der Untergrenze aufweist. Im unteren Bankbereich handelt es sich mikrofaziell um einen Grain- bis Packstone mit blockigem Kalzitzement. Nesterweise ist der Porenraum dolomitisiert. Die Rundung der Komponenten ist im Bereich kleinerer Korngrößen gut, bei größeren dagegen nur mäßig. Die Sortierung ist meist schlecht. An biogenen Komponenten kommen sehr häufig kalzitische oder verkieselte Echinodermenreste vor. Häufig sind außerdem *Terebella*-Röhren und Foraminiferen, darunter auffällig stark verzweigte oder miteinander verwachsene Exemplare von „*Tubiphytes*“ *morronensis*, Reste von Kieselschwämmen, Schwammspicula, Bryozoen, Brachiopodenschalen und Aptychen. An sonstigen Komponenten sind Lithoklasten und Mikrobenkrustenfragmente zu nennen.

Im höheren Teil des grobdetritischen Abschnitts der Bank nimmt der Auswaschungsgrad stark ab. Darüber folgt mit scharfer Grenze ein mikritischer Abschnitt (Mud- bis Wackestone), wobei sich der Komponentengehalt von etwa 50 % unterhalb dieser Grenzfläche auf weniger als 10–15 % am Top der Bank vermindert. Die biogenen Komponenten entsprechen weitgehend denjenigen der Plattenkalk-Fazies. Radiolarien sind teilweise besonders gut erhalten. Daneben kommen vereinzelt Foraminiferen vor.

3.2.4. Die Turbiditbank K3

Die Bank K3 ist im Nusplinger Steinbruch etwa 16 cm mächtig und weist von der Basis zum Top eine gradierte Abfolge von einem Grain- bis Packstone über einen

Pack- bis Wackestone bis zu einem Mudstone auf. Im unteren Drittel sind einzelne Bereiche sehr grob ausgebildet, so daß Übergänge zu einem Rudstone bestehen.

In den tieferen Lagen ist das Gefüge komponentengestützt. Die Komponenten sind meist gut gerundet, die Sortierung hingegen ist mäßig bis schlecht. Das Korngrößenspektrum reicht im grobdetritischen Abschnitt der Bank von 0,05 mm bis zu mehreren Millimetern. Der Porenraum ist teilweise von blockigem Sparit erfüllt. Teilweise kam es zu einer Verkieselung des Zements. Nach oben nimmt der Auswaschungsgrad ab, statt dessen wird das Gefüge matrixgestützt. Der Komponentenanteil sinkt von über 50 % an der Basis auf 15–20 % und schließlich nahe dem Top der Bank auf unter 10 %. Im unteren, groben Abschnitt der Bank setzen sich die Komponenten vorwiegend aus Lithoklasten und Peloiden zusammen; Fragmente von Mikrobenkrusten sind seltener. Gelegentlich kommen auch Kalkooide vor. Die Lithoklasten bestehen teilweise aus aufgearbeitetem Plattenkalk. An biogenen Komponenten finden sich Bruchstücke von *Terebella*-Röhren und verschiedene Foraminiferen, darunter besonders häufig „*Tubiphytes*“ *morronensis.* Außerdem treten Echinodermenreste, Brachiopodenschalen, Bryozoen, Schwammreste und isolierte Schwammspicula auf. Im oberen Teil der Bank dominieren Komponenten, wie sie auch in der Plattenkalk-Fazies vorkommen. Neben Radiolarien sind *Saccocoma*-Skelettelemente und Schwamm-Rhaxe sehr häufig. Viele Komponenten sind im Schliffbild nicht eindeutig zu identifizieren und können nur als „sphärische Komponenten“ angesprochen werden. Die Komponenten zeigen zwar eine gewisse Einregelung, jedoch noch keine Gradierung.

3.2.5. Die Turbiditbank E

Bei dem von Aldinger (1930) als Schicht „E“ bezeichneten Abschnitt handelt es sich eigentlich nicht um einen Plattenkalk, sondern um eine gradierte Bank mit erhöhtem Tonanteil, die relativ leicht verwittert und deswegen im Verwitterungsprofil weniger deutlich in Erscheinung tritt als die übrigen Turbiditbänke. Die Gesamtmächtigkeit der Schicht E beträgt im Nusplinger Steinbruch etwa 25 cm. Im unteren Abschnitt ist sie grobdetritisch mit einer Wechsellagerung von Grainstone und Packstone-Lagen, die Lithoklasten aus komponentenärmerem, nichtlaminiertem Material (Wackestone) einschließen. Letztere enthalten häufig Dolomitkristalle. Der Hauptanteil der Klasten im unteren Abschnitt besteht aus Peloiden und Lithoklasten. An biogenen Komponenten sind Seeigelstacheln, Schalenfragmente und diverse Foraminiferen verbreitet. „*Tubiphytes*“ *morronensis* und Fragmente von *Terebella*-Röhren kommen häufiger vor. Daneben treten aber in der Matrix auch feinere Komponenten wie *Saccocoma*-Reste, Radiolarien und Schwammnadeln auf. Die Spicula sind teilweise kalzitisch erhalten, teilweise aber auch verkieselt. In den Grainstone-Lagen herrschen Peloide vor, während die Packstone-Lagen einen höheren biogenen Detritusanteil besitzen. In den feineren Wackstone-Lithoklasten im unteren Bankbereich sowie im höheren Abschnitt der Bank herrschen sphärische, meist nicht näher ansprechbare Komponenten neben *Saccocoma*-Resten vor. Vereinzelt treten auch feine Quarzkörner auf. In diesem feinkörnigen höheren Abschnitt der Bank E (Wacke- bis Mudstone) ist eine Kreuzschichtung erkennbar, nach der sich flachwinklige Trennflächengefüge ausbilden.

3.2.6. Die Turbiditbank K2

Die Bank K2 besitzt im Nusplinger Steinbruch eine Mächtigkeit von etwa 40 cm und stellt damit die mächtigste turbiditische Einschaltung innerhalb des Plattenkalk-Profils dar. Sie kann mit der Bank R im Egesheimer Steinbruch korreliert werden. Die Bank K2 setzt sofort über dem unterlagernden Plattenkalk G mit gröberem Detritus ein und besitzt über weite Bereiche ein komponentengestütztes Gefüge. An der Basis treten ab und zu Belastungsmarken auf. Im unteren Teil der Bank ist die Sortierung schlecht, wird aber nach oben zu immer besser. Die Rundung der Komponenten ist allgemein gut bis sehr gut, besonders was die kleineren Komponenten angeht. Durch Wechsellagerung von Grainstone- und Packstonelagen besitzt der mittlere Teil der Bank eine deutliche Feinschichtung. Die Wechsellagerung geht auf Gradierungszyklotheme zurück, bei denen Korngröße und Mächtigkeit nach oben kontinuierlich abnehmen. In Basisnähe treten gelegentlich in Zwickeln zwischen den Komponenten Dolomitkristalle auf. Unter den biogenen Komponenten sind Foraminiferen mit hoher Diversität vertreten. Besonders häufig ist „*Tubiphytes*“ anzutreffen. Außerdem findet man gut erhaltene Echinodermenreste, Brachiopodenschalen und Bryozoen. Untergeordnet kommen längliche, meist verkieselte Schwammnadeln vor. Bemerkenswert ist der Nachweis eines Korallenkelchs (Taf. 9, Fig. 2), bei dem es sich um den Rest einer kolonialen Form handeln dürfte. An sonstigen Komponenten kommen Lithoklasten, Peloide und Mikrobenkrustenfragmente vor. Die Lithoklasten bestehen teilweise aus bereits lithifiziertem Plattenkalk-Sediment und zeichnen sich durch ihren Gehalt an Radiolarien, *Saccocoma*-Skelettelementen, Schwammspicula u. ä. aus. Verhältnismäßig häufig findet man in der Bank K2 auch Kalkooide (Taf. 10, Fig. 4).

Im höheren Teil der Bank geht der immer feiner werdende Detritus in einen reinen Mikrit über. Der Komponentengehalt nimmt dabei von 35–40 % auf nur noch 15–20 % ab. Der Komponentengehalt im mikritischen Abschnitt entspricht demjenigen der Plattenkalke; es fehlt jedoch eine Lamination.

3.2.7. Die Turbiditbank K1

Die turbiditische Kalkbank K1 war zur Zeit der Aufnahme nicht im Profil aufgeschlossen und wurde deswegen nicht mikrofaziell untersucht. Ein charakteristisches Handstück dieser Bank, die einen brekziösen mittleren Abschnitt besitzt, wurde von WESTPHAL (1992) abgebildet.

3.3. Die Plattenkalke

Die Mikrofazies der einzelnen Plattenkalkpakete besteht im allgemeinen aus laminierten Bioklast-Wackestones oder seltener aus bioklastführenden Mudstones. Es wird daher hier lediglich eine Übersicht über den Komponentengehalt gegeben, der durch Auszählung in den jeweiligen Dünnschliffen abgeschätzt wurde (Tab. 2).

Tab. 2. Komponenten in den verschiedenen Schichtpaketen des Nusplinger Plattenkalks. Alle Zahlenangaben in [%]; + = gelegentliches Vorkommen, (+) = Einzelnachweis, (–) = nicht nachgewiesen, * = gilt nur für tieferen Abschnitt des jeweiligen Plattenkalks.

	A	B	C	D	F	G	Pk1	Pk2	Pk3	Pk4	Pk5	Pk6
Komponentengehalt	25–30	15–30	30–35	30–35	30	10–25	35–20	<10–20	20–35	25–30	30–<20	20–35
Radiolarien	+	+	+	20	25	+	20–25	15–20	+	15	10–15	5–20
Saccocoma	15	20–30	20	10–25	+	10–15*	10–15*	10–5	30	20–25	10–20	5–10
Spicula	+	10–20	+	+	5–10	25–40	15–20	10–15	15–25	5–10	15	15
sphärische Komponenten	>50	40–>50	>60	>50	>50	50	50	20–30	25–<50	40–>50	30–60	>50
Foraminiferen	+	(–)	+	+	(+)	(+)	+	+	(+)	(–)	(–)	(–)

4. Nannofossilien des Nusplinger Plattenkalks

4.1. Coccolithophoriden

Bislang waren Coccolithophoriden im schwäbischen Oberjura nicht nachgewiesen. Im Nusplinger Plattenkalk konnten sowohl isoliert im Sediment eingebettete Coccolithen als auch noch einigermaßen im Verband befindliche Coccosphären gefunden werden. Sie befinden sich nicht nur auf den Schichtflächen, sondern auch innerhalb der Platten. Ein erheblicher Teil der mikritischen Grundmasse dürfte auf vollständig zerfallene Coccosphären zurückgehen. Dafür spricht die oft eckig-längliche Gestalt und entsprechende Größe der einzelnen Kristallite sowie das Vorkommen von vermittelnden Zerfallsstadien. Möglicherweise sind vollständigere Coccosphären innerhalb von Koprolithen auf den Meeresboden gelangt, da sie im Sediment lokal angereichert scheinen. Der ganz unterschiedliche Erhaltungszustand verhindert leider eine quantitative Aussage zum Anteil einzelner Taxa. Wir beschränken uns deswegen hier auf die Dokumentation der nachweisbaren Formen.

Die folgenden Taxa konnten nachgewiesen werden:

Cyclagelosphaera margereli Noel (Taf. 2, Fig. 1)
Stephanolithion bigotii Deflandre (Taf. 3, Fig. 3)
Watznaueria barnesae (Black)Perch-Nielsen (Taf. 3, Fig. 1)
Ellipsagelosphaera britannica (Stradner)Perch-Nielsen (Taf. 2, Fig. 2)
Ellipsagelosphaera fossacincta Black (Taf. 3, Fig. 2)
Axopodorhabdus sp. (Taf. 2, Fig. 3)
Zeugrhabdotus sp.

Sämtliche Taxa kommen auch in den Plattenkalken der Südlichen Frankenalb über ein breites stratigraphisches Spektrum vor (Ober-Kimmeridgium der Torleite-Formation bis Unter-Tithonium der Solnhofen-Formation). Sie eignen sich deswegen nicht für exaktere biostratigraphische Zwecke.

4.2. Calcisphären

Von Dietl et al. (1998) wurden „Calcisphären“ als mikrofaziell identifizierbare Komponenten des Nusplinger Plattenkalks erwähnt. Darunter wurden rundliche

Querschnitte kalzitisch erhaltener Mikrofossilien verstanden, deren Natur fraglich ist (vgl. SCHALLER & KOCH 1996). Diese Komponenten sind jedoch sicherlich verschieden von den wesentlich kleineren, nur in rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen sichtbaren kalkigen Zysten, die von KEUPP (1978, 1991) und anderen Autoren als Calcisphären bezeichnet wurden. Die rundlichen Querschnitte in vielen Dünnschliffen bezeichnen wir deswegen neutraler als „sphärische Komponenten". Hierunter können sich Radiolarien, Schwamm-Rhaxe oder andere Schwammnadel-Querschnitte verbergen (s.o.).

Im Nusplinger Plattenkalk konnte jedoch als sehr untergeordnete Komponente des Nannoplanktons auch eine Calcisphären-Art nachgewiesen werden. Sie zeichnet sich durch eine Wand aus einfachen, mit ihrer Längsachse zentripetal angeordneten Kalzitkristalliten aus. Ihr Gesamtdurchmesser beträgt etwa 20 µm, die Wandstärke 1,5–2 µm. Die Form kann somit der Art *Orthopithonella gustafsoni* (BOLLI) zugeordnet werden. *Orthopithonella gustafsoni* (BOLLI) ist auch aus den fränkischen Plattenkalken bekannt (KEUPP 1977: 62). Im untersuchten Probenmaterial wurden derartige Calcisphären nur im Plattenkalk Pk5 festgestellt (Taf. 4, Fig. 2–3).

4.3. Coccale Cyanobakterien

Nur ganz vereinzelt konnten sphärische Strukturen nachgewiesen werden, die mit den von KEUPP (1977) aus dem Solnhofener Plattenkalk beschriebenen mutmaßlichen coccalen Cyanobakterien vergleichbar sind (Taf. 4, Fig. 4). Sie besitzen einen Durchmesser von ca. 10 µm. Die Wände bestehen aus unregelmäßig abgerundeten Kristallaggregaten. Der innere Hohlraum ist mit idiomorphen Kristalliten auszementiert. Die Seltenheit dieser Gebilde läßt darauf schließen, daß Cyanobakterien im Nusplinger Plattenkalk nur gelegentlich Matten bildeten und für die Fixierung des Sediments nur eine untergeordnete Rolle gespielt haben dürften.

Framboidale Pyritaggregate wurden in praktisch allen REM-Proben festgestellt (Taf. 1, Fig. 1–2). Sie deuten auf anoxische Verhältnisse am Meeresboden oder zumindest im Sediment hin. Diese Bedingungen erklären die fehlende Bioturbation der meisten Plattenkalkschichten und die dadurch erhalten gebliebene Lamination.

5. Mikro- und Mesofossilien im Nusplinger Plattenkalk

5.1. Radiolarien

Radiolarien aus dem Nusplinger Plattenkalk wurden erstmals von SCHAIRER (1971) in Ätzproben nachgewiesen. Angeregt durch das Vorkommen sehr gut erhaltener Radiolarienfaunen in kieseligen Plattenkalken im Unter-Tithonium der Südlichen Frankenalb (ZÜGEL 1997; DUMITRICA & ZÜGEL 1998) wurden gezielte Proben aus bestimmten Lagen des Nusplinger Plattenkalks entnommen und daraus durch Ätzen eine bemerkenswerte Fauna aus 43 Taxa gewonnen (ZÜGEL et al. 1998). Die dabei erhaltenen Radiolarien bestehen in der Mehrzahl aus kieseligen Steinkernen. Einige wenige tonig-mergelige Lagen innerhalb der Plattenkalkabschnitte C und D sind schlämmbar und lieferten kalzitische Steinkerne von Radiolarien. Diese sind jedoch sehr schlecht erhalten und meist verdrückt. Bestimmte Gruppen von Radiolarien, die man eigentlich in oberjurassischen Ablagerungen am Tethys-Nordrand erwartet hätte (Tritrabidae, Saturnalidae), fehlten sowohl in den Ätzproben als auch in den Schlämmproben vollständig. Dies wurde von ZÜGEL et al. (1998) darauf zurückgeführt, daß die nicht nachgewiesenen Gruppen aufgrund ihres filigranen Baus vermutlich keine silifizierten Steinkerne ausbilden können.

In den üblicherweise bei Dünnschliffuntersuchungen angefertigten Schliffen senkrecht zur Schichtung werden Radiolarien nur in Gestalt völlig indifferenter Zufallsschnittlagen sichtbar. Sie sind dann kaum von anderen Komponenten ähnlicher Größe unterscheidbar. Hier führte nun die Anfertigung schichtflächenparalleler Schliffe zu einer Vielzahl von besser interpretierbaren Schnittbildern von kalzitisch erhaltenen Radiolarien. Unter diesen sind neben den bereits dokumentierten Taxa nun auch die filigraneren Formen vertreten. Eine genauere Bestimmung ist bei dieser Erhaltung naturgemäß nur ausnahmsweise möglich, etwa wenn besonders charakteristische Formen vorliegen. Teilweise konnte eine genauere Identifizierung von Schliff-Radiolarien durch den Vergleich mit bereits bestimmtem Material aus den Ätzproben vorgenommen werden. Unter den von ZÜGEL et al. (1998) aus dem Nusplinger Plattenkalk beschriebenen Arten lassen sich einige auch in den Dünnschliffen wiederfinden. Dies trifft jedoch vor allem auf die Nassellarien nicht zu, da bei dieser Gruppe viel seltener optimale Schnittlagen vorliegen. Es wird darauf verzichtet, die bereits hinreichend dokumentierten Formen hier erneut zu besprechen. Als Beispiele seien hier lediglich *Pyramispongia barmsteinensis* (STEIGER) (Taf. 5, Fig. 8) und *Mirifusus dianae* (KARRER) (Taf. 7, Fig. 7) angeführt.

Familie Saturnalidae DEFLANDRE 1953

Acanthocircus amissus (SQUINABOL)
Taf. 5, Fig. 1 – 4

1992 *Acanthocircus amissus* (SQUINABOL). – STEIGER, S. 34, Taf. 5, Fig. 7. – [Mit Synonymie]

Von der im Nusplinger Plattenkalk bisher nicht belegten Familie der Saturnaliden konnte diese Form am häufigsten nachgewiesen werden, die an den distalen Spangenenden jeweils einen kleinen Fortsatz aufweist. Auf einer Seite ist der Fortsatz schlank und spitz zulaufend, auf der anderen hingegen zugerundet und etwas dicker. Weitere Fortsätze sind an den Spangen nicht zu beobachten. Bei mehreren Exemplaren war die spongiöse Zentralkapsel noch erhalten.

Nach DONOFRIO & MOSTLER (1978) kommt *A. amissus* (SQUINABOL) vom Tithonium bis in die mittlere Kreide vor. Allerdings sind die alpinen Sedimente im Bezug zur Lage der Kimmeridgium/Tithonium-Grenze nicht genauer datierbar. Mit dem Vorkommen im Nusplinger Plattenkalk muß die bekannte Reichweite um das Ober-Kimmeridgium erweitert werden.

Vorkommen: Plattenkalk D, F, G, Pk 1, Pk 4–6.

Familie Acaeniotylidae YANG 1993

Acastea sp.
Taf. 5, Fig. 6

Die vorliegende, nur einmal in einem Schliff beobachtete Form besitzt einen triradiaten Bau mit im Vergleich zu *Triactoma* längeren und wesentlich schlankeren Fortsätzen. Die Zentralkapsel erscheint im Schnitt weniger rundlich, sondern erinnert eher an ein ausgebauchtes Dreieck. Einer der Fortsätze besitzt an seinem distalen Ende eine auffällige Verdickung. Eine bemerkenswerte Ähnlichkeit besteht mit der Art *Acastea prolixa* HULL (vgl. HULL 1997, Taf. 10, Fig. 7).

Vorkommen: Plattenkalk Pk 5.

Familie Hagiastridae RIEDEL 1971 emend. BAUMGARTNER 1980

Higumastra sp.

Taf. 6, Fig. 2

? 1992 *Higumastra imbricata* (OZVOLDOVÁ). – STEIGER, S. 43, Taf. 10, Fig. 4.

Die nicht allzu selten auftretende Form ist vierstrahlig. Die Fortsätze sind an ihrer Basis auffällig breit, so daß das Schnittbild im Dünnschliff an die Art *H. imbricata* (OZVOLDOVÁ) erinnert, die jedoch auf das Oxfordium beschränkt sein soll. Die jüngere Art *H. inflata* BAUMGARTNER unterscheidet sich deutlich durch ihre distal verdickten Fortsätze (vgl. KIESSLING 1999).

Vorkommen: Plattenkalk F, Pk 1, Pk 3–6.

Tritrabs ewingi (PESSAGNO)

Taf. 7, Fig. 1; Taf. 8, Fig. 1–4

1992 *Tritrabs ewingi ewingi* (PESSAGNO). – STEIGER, S. 38, Taf. 7, Fig. 3–4.
1997 *Tritrabs ewingi* s. l. (PESSAGNO). – ZÜGEL, S. 201, Fig. 4.9. – [Mit Synonymie]
1999 *Tritrabs ewingi* (PESSAGNO) s. l.. – KIESSLING, S. 38, Taf. 7, Fig. 3–6.

Obwohl *Tritrabs* in Ätzproben des Nusplinger Plattenkalks überhaupt nicht in Erscheinung tritt, stellt diese auffällige Gattung einen nicht unbedeutenden Anteil an der Nusplinger Radiolarienfauna. Trotz der ungünstigen kalzitisierten Erhaltung kann man im Schliff öfter noch morphologische Details über den Feinbau der triradiaten Fortsätze und feinste Stacheln an den kugeligen Enden derselben erkennen.

Vorkommen: Plattenkalk A, B, D, F, G, Pk 1–6 sowie DB 5.

? *Tritrabs imperfecta* HULL

Taf. 7, Fig. 3

1992 Angulobracchiinae gen. et sp. indet. – STEIGER, S. 51, Taf. 13, Fig. 5–6..
1997 *Tritrabs imperfecta* HULL n. sp. – HULL, S. 49, Taf. 2, Fig. 1–3, 10–11, 19–20.

Die vorliegende Form besteht aus zwei an ihren Enden verdickten Fortsätzen, die einen leicht gekrümmten Stab bilden, wobei im Zentrum ein rudimentärer dritter Ast in einem rechten Winkel dazu absteht. Die systematische Zuordnung dieser Form erscheint problematisch. Ähnliche Formen werden zuweilen auch der Gattung *Ditrabs* zugerechnet.

Vorkommen: Plattenkalk Pk 6.

Halesium sp.

Taf. 6, Fig. 1, 6

Diese triradiate Form zeichnet sich durch jeweils drei endständige Stacheln an den Enden der Fortsätze aus, von denen die äußeren weit seitlich abstehen. Die Enden der Fortsätze sind im Gegensatz zu *Homoeoparonaella* nicht verdickt. Die Schnittlage läßt bei einem Exemplar vermuten, daß die Fortsätze nicht immer ganz streng in einer Ebene liegen müssen. Bei der ansonsten ähnlichen Gattung *Neoparonaella* stehen die Stacheln am Ende der Fortsätze nicht seitlich ab, sondern sind starr nach vorn gerichtet (vgl. Hull 1997, Taf. 15, Fig. 4, 6, 12).

Im Gegensatz zu *Homoeoparonaella* oder *Tritrabs* sind die Enden der Fortsätze von *Halesium* nicht köpfchenartig verdickt.

Vorkommen: Plattenkalk Pk 5, Pk 6.

Tetraditryma sp.

Taf. 6, Fig. 1

Die im Nusplinger Plattenkalk auftretende Form zeichnet sich durch ihre in einem Kreuz angeordneten, an den Enden verdickten Fortsätze aus. Zwei einander gegenüberstehende Fortsätze sind dabei geringfügig kürzer als die beiden restlichen.

Vorkommen: Plattenkalk A, D, F, G, Pk 5–6.

? *Saldorfus* sp.

Taf. 6, Fig. 3

Sehr unsicher in ihrer taxonomischen Einordnung erscheint eine vierstrahlige Form, deren Fortsätze sich in distaler Richtung leicht spatelförmig verbreitern, während das Zentrum keine Verdickung aufweist. Ähnliche Formen kommen auch in den Gattungen *Crucella*, *Tetraditryma* und *Archaeohagiastrum* vor. Die distalen Enden der Fortsätze sind nicht abgesetzt.

Vorkommen: Plattenkalk Pk 1.

Homoeoparonaella cf. *elegans* (Pessagno)

Taf. 6, Fig. 4

cf. 1993 *Homoeoparonaella elegans* (Pessagno). – Steiger, S. 42, Taf. 9, Fig. 5–6. – [Mit Synonymie]
cf. 1999 *Homoeoparonaella elegans* (Pessagno). – Kiessling, S. 42, Taf. 9, Fig. 5–6.

Vermutlich zu der Art *H. elegans* (Pessagno) gehörig sind triradiate Formen, die an den Enden der Fortsätze je einen kräftigen medianen Stachel aufweisen, während sonst keine weiteren Differenzierungen auftreten.

Vorkommen: Plattenkalk Pk 6.

Homoeoparonaella sp.

Taf. 7, Fig. 2

? 1992 *Homoeoparonaella* sp. A. – Steiger, S. 42, Taf. 9, Fig. 8.

Bei dieser Art handelt es sich um eine großwüchsige, triradiate Form mit einem sehr feinem Stachelbesatz auf den nur schwach verdickten Enden der breiten Fortsätze.

Vorkommen: Plattenkalk Pk 5.

Deviatus diamphidius hipposidericus (Foreman)

Taf. 7, Fig. 5

1997 *Deviatus diamphidius hipposidericus* (Foreman). – Zügel, S. 201, Fig. 4.8. – [Mit Synonymie]

Der charakteristisch sichelförmige Umriß dieser Art mit einem aufgesetzten Fortsatz wurde nur einmal in einem Dünnschliff entdeckt. Die Art dürfte im Nusplinger Plattenkalk ein sehr seltenes Faunenelement darstellen.

Vorkommen: Plattenkalk G.

Angulabracchia(?) *portmanni* BAUMGARTNER

Taf. 6, Fig. 7

1992 *Angulabracchia*(?) *portmanni* BAUMGARTNER. – STEIGER, S. 50, Taf. 12, Fig. 7–13. – [Mit Synonymie]

Von dieser Art liegt nur ein einziges Exemplar in einer derart günstigen Schnittlage vor, daß eine Bestimmung möglich war. Die poröse Gitterstruktur der Zentralkapsel konnte daraufhin auch in einigen anderen Schliffen entdeckt werden.

Vorkommen: Bank DB 3, Pk 5, Pk 6.

Hagiastridae gen. et sp. indet.

Taf. 7, Fig. 6

Hierbei handelt es sich um eine ursprünglich dreiachsige Form, bei der durch die Schnittlage bedingt nur zwei Fortsätze sichtbar sind, die einen Winkel von 120° einschließen. Der dritte muß deswegen in einer anderen Ebene liegen als die beiden sichtbaren. Charakteristisch ist die bajonettartige Form der Fortsätze, die sich zunächst verbreitern, dann jedoch abrupt verschmälert fortsetzen. An den Enden ist keine Differenzierung vorhanden. Im Zentrum ist keine Verdickung festzustellen. Die Form konnte bisher mit keiner bekannten Gattung sicher identifiziert werden.

Vorkommen: Plattenkalk Pk 1.

Familie Actinommidae HAECKEL 1862

Triactoma sp.

Taf. 5, Fig. 5

Von *Alievium* unterscheidet sich die abgebildete Form u. a. in der Ausbildung der Fortsätze. Da jedoch *Alievium* als Seltenheit im Ätzrückstand nachgewiesen werden konnte, dürfte auch diese Gattung gelegentlich in Schliffen auftreten und bei Vorliegen von ungünstigen Schnittlagen schwer von *Triactoma* unterscheidbar sein. In der untertithonischen Mörnsheim-Formation wurden von ZÜGEL (1997) mehrere Arten von *Triactoma* nachgewiesen, deren Unterscheidung im Dünnschliff kaum möglich sein dürfte.

Vorkommen: Plattenkalk Pk 5.

Actinommidae gen. et sp. indet.

Taf. 7, Fig. 6

Die vorliegende Form wurde nur einmal in einem Dünnschliff des Nusplinger Plattenkalks gefunden. Von einer nur undeutlich abgegrenzten, offenbar sehr filigran gebauten Zentralkapsel gehen nach allen Seiten zahlreiche lange, sehr dünne Stachelfortsätze aus. Eine taxonomische Zuordnung ist kaum möglich. Eine gewisse morphologische Ähnlichkeit besteht mit den von STEIGER (1992) als „*Actinomma*“ bezeichneten Formen.

Vorkommen: Plattenkalk Pk 1.

Archaeospongoprunum sp.

Taf. 5, Fig. 9

Nicht allzu selten, aber meist in ungünstigen Schnittlagen findet man kugelige Radiolarien mit zwei gegenständigen, spießartigen Fortsätzen. Entsprechende Formen kommen in verschiedenen Gattungen vor. Aufgrund der etwas länglich-ovalen Umrißform der Zentralkapsel dürfte es sich in den meisten Fällen, wie auch bei dem abgebildeten Exemplar, um Vertreter der Gattung *Archaeospongoprunum* handeln. Aufgrund der kalzitischen Hohlraumerhaltung ist jedoch keine nähere Bestimmung möglich.

Vorkommen: Plattenkalk Pk 5.

Familie Staurolonchidae HAECKEL 1881

Emiluvia sp.

Taf. 6, Fig. 8

Diese Form zeichnet sich im Dünnschliff durch eine rautenförmige Zentralkapsel aus, an deren Enden jeweils ein spießartiger Stachelfortsatz entspringt. Die Fortsätze erreichen etwa den Durchmesser der Zentralkapsel.

Vorkommen: Plattenkalk Pk 1.

Familie Ultranaporidae PESSAGNO 1977

Napora sp.

Taf. 7, Fig. 4

Diese nur einmal in einem Dünnschliff identifizierte Form zeichnet sich durch einen sehr langen, vielfach untergliederten Apikalfortsatz aus. Dieser Fortsatz ist weit länger als bei den von HULL (1997, Taf. 45, Fig. 11–12, 17, 19, 25) als *Napora espinosa* abgebildeten Exemplaren, doch sind möglicherweise bei diesen distalere Teile des Apikalfortsatzes bereits abgebrochen. Von den drei Stacheln, die an der Cephalis entspringen, sind aufgrund der Schnittlage nur zwei erkennbar. Diese sind sehr lang und auffällig starr verlaufend, nicht eingekrümmt wie bei den meisten *Napora*-Arten.

Vorkommen: Plattenkalk Pk 5.

5.2. Foraminiferen

In den Turbiditbänken des Nusplinger Plattenkalks sind Foraminiferen sehr häufig anzutreffen, während sie im eigentlichen Plattenkalk nur ganz vereinzelt zu finden sind (vgl. Tab. 2). Sie stellen in der Plattenkalk-Fazies eine allochthone Komponente dar, die durch zufällige Faktoren in diesen Biotop geraten ist. Beispiele für einen solchen Eintrag stellen seltene Pflanzenfunde mit Foraminiferenbewuchs (SCHWEIGERT 1999) oder Foraminiferen im Kropf/Mageninhalt von Ammoniten dar (SCHWEIGERT & DIETL 1999). Eine systematische Konzentration von mikrofaziellen

Untersuchungen auf Dünnschliffe der Grobfraktion dieser Turbiditlagen dürfte ein wesentlich breiteres Spektrum an Arten erbringen, als es hier zum Ausdruck gebracht werden kann. Wir konzentrieren uns daher auf die häufigeren und auffälligen Taxa.

„*Tubiphytes*“ *morronensis* ist in der Grobfraktion vieler Turbiditbänke außerordentlich weit verbreitet und ähnlich wie in der Fazies des „Treuchtlinger Marmors“ bereits in Anschliffen durch die weiße Färbung der verdickten Hüllschicht leicht identifizierbar. Die Identifizierung dieses lange Zeit als Mikroproblematikum geführten Fossils als miliolide Foraminifere gelang SCHMID (1995, 1996). Für nähere Informationen zu diesem Fossil und dessen taxonomische Problematik sei auf diese Arbeiten verwiesen. Bemerkenswert große und sehr stark verzweigte Exemplare von „*Tubiphytes*“ (Taf. 11, Fig. 2) lieferte eine turbiditische Einschaltung innerhalb des Plattenkalkpakets Pk 1. Die sehr starke Verzweigung dieser Exemplare deutet auf einen ursprünglichen Wuchsort auf Weichböden (SCHMID 1996). Gelegentlich wurden wohl aufrecht stehende „*Tubiphytes*“-Stämmchen sekundär von Bryozoen besiedelt (s.u.).

Die Foraminifere *Bullopora tuberculata* (Taf. 11, Fig. 1) ist an ihrer einfachen Wand erkennbar, die von feinen, senkrecht abstehenden Stacheln besetzt ist. Sie kommt im Nusplinger Plattenkalk gelegentlich im Bereich aufgearbeiteter Lithoklasten vor, nicht jedoch als isolierte Komponente. Im Jura von Süddeutschland, Ostfrankreich und der Schweiz wurde diese Art vor allem im unteren Malm gefunden (z.B. GAILLARD 1983; SCHMID 1996; KRAUTTER & HARTMANN 1999).

Im Interseptalraum eines kleinen Korallenstocks fand sich eine Foraminifere der Gattung *Thurammina* (Taf. 9, Fig. 2). Die Wuchsform der Foraminifere erinnert etwas an die kryptisch lebende Foraminifere *Troglotella incrustans* WERNLI & FOOKES (vgl. SCHMID & LEINFELDER 1997), doch erscheint die Gehäusewand von *Thurammina* im Dünnschliff nicht dunkel, sondern hell. *Thurammina* wurde auch im Lösungsrückstand des Nusplinger Plattenkalks nachgewiesen (SCHAIRER 1971).

Eine eigentümliche, kolonieartige Anhäufung von Foraminiferen (Taf. 10, Fig. 1) fand sich in den allochthonen Deckschichten (K6). Die einzelnen Individuen bilden kleine Knäuel, die nicht durch echte Querwände unterteilt, aber mitunter etwas eingeschnürt sind. Ihre Wand erscheint im Durchlicht hell. Es dürfte sich hier um die Art *Tolypammina vagans* (BRADY) handeln, die des öfteren in Schwammgesteinen des Schwäbischen Jura gefunden (vgl. SCHMALZRIEDT 1991, Taf. 3, Fig. 1–13) und von SCHAIRER (1971) auch aus Ätzproben des Nusplinger Plattenkalks angeführt wurde.

5.3. Schwämme und Bryozoen

In praktisch allen Nusplinger Plattenkalk-Dünnschliffen sind verschiedene Schwammspicula (Taf. 8, Fig. 4–5) erkennbar, die sich bei Vorliegen von günstigen Schnittlagen mit den von REIF (1967) oder SCHAIRER (1971) abgebildeten Formtaxa identifizieren lassen, die aus Ätzproben gewonnen wurden. Im Gegensatz hierzu sind in den groben Partien der Turbiditbänke auch größere Fragmente von kalkig erhaltenen oder partiell sekundär verkieselten Kieselschwammskeletten enthalten. Meist handelt es sich dabei um lithistide Formen, eher untergeordnet um solche mit hexactinosen oder lychniskosen Gittertypen. Im Plattenkalk selbst wurden als große Seltenheiten mehrere Gattungen von Kieselschwämmen (u.a. *Verrucocoelia*) sowie ein Kalkschwamm (*Crispispongia*) gefunden.

Kaum immer mit Sicherheit als solche im Schliffbild identifizierbar sind Schwamm-Rhaxe. Sie stellen jedoch sicherlich neben den Radiolarien einen Großteil der „sphärischen Komponenten" dar. In der Plattenkalk-Fazies kommen auch komplette Schwämme (*Codites*, *Sphaerococcites*) vor, die solche Rhaxe in ihrem Skelett eingelagert haben.

Bei der ursprünglich für eine Bryozoe gehaltenen Gattung *Neuropora* handelt es sich nach neueren Untersuchungen um Schwämme aus der Gruppe der korallinen Demospongia (vgl. Kaźmierczak & Hillmer 1974). *Neuropora* wurde nur in der Grobfraktion der Turbiditlagen gelegentlich nachgewiesen (Taf. 12, Fig. 3).

Bryozoen kommen gelegentlich als Aufwuchs der Foraminifere „*Tubiphytes*" *morronensis* vor (Taf. 12, Fig. 1–2). Dieses gemeinsame Vorkommen scheint kein Zufall zu sein und wurde von Schairer (1971, Taf. 5, Fig. 6) auch in Plattenkalken von Herrnsaal bei Kelheim (Südöstliche Frankenalb) sowie von Schmid (pers. Mitt.) im Tithonium von Stramberk (Mähren) beobachtet. Es dürfte sich hierbei um eine Umwachsung aufrechtstehender Tubiphyten handeln, die ihre Umgebung schornsteinartig überragten. Möglicherweise erfolgte der Bewuchs noch zu Lebzeiten der Foraminifere. Ob diese gegenseitige Beziehung für beide Partner Vorteile hatte, ist mit dem vorliegenden Material nicht zu klären. Fragmente dieser Bryozoen finden sich auch isoliert in den meisten Turbiditlagen. Im Plattenkalk selbst sind Bryozoenkolonien nur als sehr große Seltenheit in den tieferen Abschnitten zu finden. Sie sind dort jedenfalls mit Sicherheit nicht autochthon und wurden in Plattenkalkschliffen nicht angetroffen.

5.4. Korallen

Im Gebiet der westlichen Schwäbischen Alb konnten in mit dem Nusplinger Plattenkalk zeitäquivalenten Ablagerungen bisher nur sehr vereinzelt Riffkorallen nachgewiesen werden (vgl. Dietl et al. 1998: 29; Dimke 1997). Dies steht im Gegensatz zu den häufigeren Vorkommen im Gebiet der Ostalb (Nattheim, Gerstetten, Ettlenschieß, Sinabronn, Gussenstadt u.a.) und auf der Ulmer Alb (Arnegg, Gerhausen, Sotzenhausen). Auf eine früher wahrscheinlich größere Verbreitung heute bereits der Abtragung anheimgefallener Vorkommen deuten jedoch umgelagerte Korallenstöcke im tertiärzeitlichen Beuroner Sandstein (Franz et al. 1997). In der engeren Umgebung von Nusplingen sind potentiell korallenführende Riffgesteine bereits abgetragen worden. In den Turbiditbänken waren bislang keine Hinweise auf Korallen gefunden worden. Überraschenderweise konnten nun in einigen Dünnschliffen dennoch Korallenreste nachgeweisen werden (Taf. 9, Fig. 1–2). Bei diesen Resten scheint es sich jedoch nicht um die auch sonst in Weißjura-Schwammkalken öfters gefundenen Solitärkorallen (*Trochocyathus*, *Stephanophyllia*) zu handeln, sondern um Bruchstücke von kolonialen Formen, die jedoch offensichtlich keine größeren, massiven Stöcke bildeten. Man muß annehmen, daß die Versuche einer Korallenbesiedelung im Untersuchungsgebiet aus noch ungeklärten Gründen immer wieder scheiterten. In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß auch andere charakteristische Organismen einer Korallenfazies als Seltenheit in den Turbiditen oder als in den Plattenkalk eingeschleppte Komponenten auftreten. Hier sind beispielsweise Einzelfunde eines Kalkschwamms (*Crispispongia stolata* [Quenstedt]), eines Brachiopoden der Art *Cheirothyris fleuriausa* (d'Orbigny) sowie von gewissen Crinoiden (*Solanocrinites* sp., *Plicatocrinus fraasi*) und Echiniden (*Paracidaris florigemma*, *Rhabdocidaris boehmi*) zu nennen. Weitere Hinweise auf Flachwasserareale geben auch die in manchen Turbiditbänken nachweisbaren Kalkooide (Taf. 10, Fig. 3–4). Die Korallen treten indessen nicht nur in Turbiditbänken innerhalb der Plattenkalkfolge auf, sondern auch in den allochthonen Blöcken, die das Profil abschließen. Eine gewisse Verflachung im Umfeld der Plattenkalkwannen muß daher schon vor Beginn der Plattenkalksedimentation stattgefunden haben, die aber noch nicht zu einer Abschirmung der Wanne und zum Aussetzen der Bioturbation ausreichte.

Die Turbiditbänke liefern nicht nur Informationen über den Fossilinhalt der um die Plattenkalkwannen herum vertretenen Biotope, sondern auch über den Diagenesezustand des umgelagerten Materials. Häufig treten Lithoklasten auf, die eine stärkere Zementation belegen. Bemerkenswert sind dabei solche Lithoklasten, die rekalzitisierte Dolomitkristalle enthalten (Taf. 10, Fig. 2). Da letztere in den Lithoklasten bereits randlich erodiert sind, muß die Dolomitisierung und anschließende Rekalzitisierung vor der Umlagerung stattgefunden haben. Solche intrajurassischen Dolomitisierungen konnten im Schwäbischen Jura bislang nicht sicher belegt werden (Schauer 1998). Eine partielle Matrixdolomitisierung innerhalb mancher Turbiditbänke und in den überlagernden Blockschichten (s.o.) scheint hingegen jünger zu sein.

5.5. *Saccocoma*

Saccocoma wurde im Nusplinger Plattenkalk bereits von Schairer (1971) sowohl im Ätzrückstand als auch in Dünnschliffen nachgewiesen. Außer isolierten Skelett-

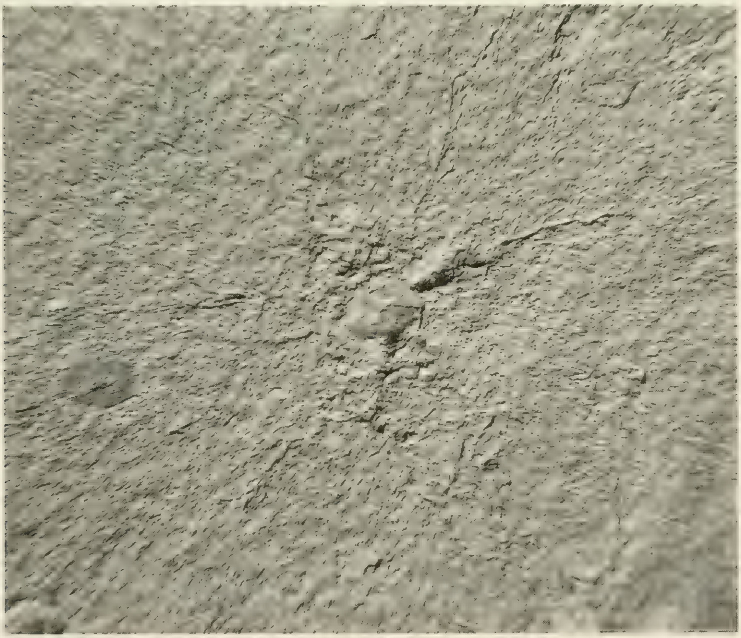


Abb. 4. *Saccocoma tenella* (Goldfuss). Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone. Nusplinger Steinbruch, Schichtunterseite im Plattenkalk C, 20–30 cm ü. K_4; SMNS Inv.-Nr. 64213 (Grabung 1999). – Durchmesser ca. 30 mm.

elementen, die im Sediment fein verteilt sind, findet man in vielen Lagen auch partiell noch zusammenhängende, aber fast immer mehr oder weniger zerfallene Reste von *Saccocoma tenella* (Goldfuss) (Taf. 8, Fig. 6, vgl. Sieverts-Doreck 1955). Lediglich im Plattenkalk C des Nusplinger Steinbruchs kommen in wenigen Lagen sogar vollständige, relativ gut erhaltene Saccocomen vor (Abb. 4). Wie im Solnhofener Plattenkalk findet man die Saccocomen auf den Schichtunterseiten, wobei meistens die Kelchbasis zum Liegenden zeigt. Gelegentlich kommen auch auf der Seite liegende Exemplare vor. Eine Bioturbation fehlt gerade in diesen Schichten vollständig. Ein benthonisches Vorkommen auf dem Boden der Plattenkalk-Wanne, wie es von Milsom (1994) postuliert wurde, kann wohl ausgeschlossen werden (vgl. Keupp & Matyskiewicz 1997; Viohl 1998).

In turbiditischen Lagen stellen *Saccocoma*-Reste eine Hauptkomponente dar. *Saccocoma*-Skelettelemente bilden außerdem die in den meisten Plattenkalkschichten sehr häufigen Kotschnüre *Lumbricaria intestinum* Münster und *Lumbricaria gordialis* Münster (Taf. 8, Fig. 7). Aufgrund von Funden mit entsprechenden Kropf/Mageninhalten ist anzunehmen, daß diese Koprolithen von Ammoniten der Familie Aspidoceratidae (*Physodoceras*, *Aspidoceras*, *Sutneria*) erzeugt wurden (vgl. Schweigert & Dietl 1999). Wie bereits Quenstedt (1857) feststellte, sind die Lumbricarien im Nusplinger Plattenkalk oftmals verkieselt erhalten. Die *Saccocoma*-Reste im Sediment sind gleichfalls mitunter verkieselt.

5.6. Mikroproblematika

Bei einem auf einen Lamellaptychus aufgewachsenen Mikroproblematikum (Taf. 12, Fig. 4) handelt es sich offensichtlich um einen Serpuliden (freundl. Mitt. W. Werner, München). Die Oberfläche ist von insgesamt vier langen, in verschiedene Richtungen abstehenden Hohlstacheln bedeckt. Diese Stacheln werden von einer äußeren Schalenschicht gebildet. Die Röhre wird von byssusartigen Strukturen auf dem Aptychus abgestützt und verankert. Vergleichbare Stücke aus dem Schwäbischen Jura sind nicht bekannt, was nicht weiter verwundert, da die feinen Stacheln beim Herauswittern oder bei einer mechanischen Präparation zerstört werden würden.

Bei dünnfädigen Strukturen auf manchen Schichtoberflächen, die auch in Dünnschliffen von Plattenkalken und in der Feinfraktion von Turbiditlagen auftreten und manchmal einen zelligen Feinbau erkennen lassen, dürfte es sich wohl um Filamente von Cyanobakterien („*Girvanella*") handeln (schriftl. Mitt. W. Riegraf, Münster).

6. Sedimentationsdynamik und steuernde Faktoren

Die Plattenkalke zeichnen sich durch eine Wechsellagerung von etwa gleichmächtigen hellen, komponentenreichen sowie komponentenarmen und daher dunkelgefärbten Lagen aus. Temmler (1966) deutete diesen Wechsel als die Überlagerung einer kontinuierlichen Hintergrundsedimentation aus planktonischem Material mit periodisch auftretenden subaquatischen Gleitungen, die den Feindetritus der hellen Lagen geliefert hätten. Die Bänderung wurde auf wechselnde Bodenströmungen im Anschluß an abgegangene Turbidite zurückgeführt. Da unsere Untersuchungen zeigen, daß die Komponenten auch der hellen Lagen ganz überwiegend planktonischer

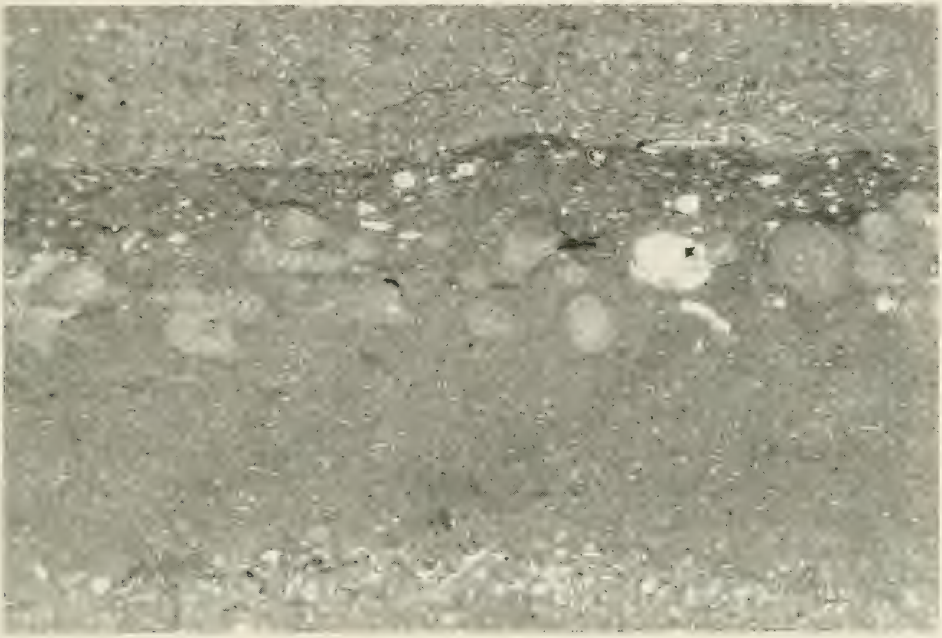


Abb. 5. Bioturbation durch *Chondrites*. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk2 im Bereich einer turbiditischen Einschaltung; SMNS Inv.-Nr. 64143/2. – Bildbreite ca. 14 mm.

Natur sind, könnte man die Rhythmik durchaus als Folge von saisonalen Schwankungen des Planktonangebots im Oberflächenwasser oder anderer saisonaler Parameter interpretieren. Die Bänderung des Plattenkalks kann deshalb nicht mit den Turbiditen in Verbindung gebracht werden. Die Feinschichtung deutet auf Stillwasserverhältnisse am Grund der Plattenkalkwannen hin. Nach den bisherigen Grabungsbefunden, etwa dem Fehlen einer Einregelung von Makrofossilien in der Plattenkalk-Fazies, ergeben sich auch keine Hinweise auf gerichtete Strömungen am Meeresboden. Die Hell-Dunkel-Rhythmik kann jedoch ab und zu noch von feinsten Turbiditereignissen überlagert werden, die sich dann in einer Gradierung innerhalb des feinkörnigen Sediments der hellen Lagen äußern. Bei solchen Ereignissen konnte es zu einer kurzfristigen Belüftung des Meeresbodens kommen. Dies ermöglichte eine Besiedelung durch spezialisierte Organismen, die eine Bioturbation hinterließen (z.B. *Chondrites*, Abb. 5). Diese Turbiditereignisse spielen jedoch gegenüber dem normalen Sedimentationsgeschehen eine sehr untergeordnete Rolle.

Auffällig ist die innerhalb einiger Plattenkalkpakete zu beobachtende Abnahme von biogenen Partikeln von der jeweiligen Basis zum Top. Manchmal, wie im Plattenkalk G oder dem damit zu parallelisierenden Plattenkalk Pk1, setzen dabei die *Saccocoma*-Reste (und damit auch die *Lumbricaria*-Kotschnüre) in den höheren Schichtabschnitten aus. Möglicherweise ist dies mit einer zunehmenden Abschnürung der Plattenkalkwanne von der offenen See durch Sedimentation in den umgebenden Flachwasserarealen zu erklären. Erst wenn das dort akkumulierte Material infolge von (vermutlich meistens sturminduzierten) Turbiditereignissen in die

Wanne umgelagert wurde, konnte sich anschließend der vorherige Zustand wieder einstellen.

Für die Herkunft des Karbonats im Nusplinger Plattenkalk wurden verschiedene Quellen angenommen (Temmler 1964, 1966; Meischner 1964). Eine autochthone Bildung bzw. Bindung von Karbonat durch Mikrobenmatten, wie sie von Keupp (1977) für den Solnhofener Plattenkalk diskutiert wurde, kann aufgrund des nur ganz vereinzelten Nachweises entsprechender Nannofossilreste im Nusplinger Plattenkalk weitgehend vernachlässigt werden. Möglicherweise siedelten sich die Mikroben hier nur lokal an, etwa im Bereich von Tierleichen, die zum Meeresboden abgesunken waren. Der Nachweis von framboidalem Pyrit (Taf. 1, Fig. 1–2) in zahlreichen Proben spricht für ein stagnierendes, anoxisches Milieu im Sediment und zumindest zeitweise wohl auch in der Wassersäule darüber.

Im Nusplinger Plattenkalk liegen die biogenen Komponenten in einer Matrix aus kalzitischen Partikeln mit einer Korngröße von durchschnittlich 1–3 µm. Die einzelnen Kristallite sind dabei sehr heterogen gestaltet. Nach den elektronenmikroskopischen Aufnahmen zeigte sich ein erheblicher Anteil von Coccosphären bzw. mehr oder weniger stark zerfallenen Coccolithen. Beim Zerfall der Coccolithen bilden sich Kalzitpartikel, die in Form und Größe oft denen der Matrix entsprechen und zu einem Großteil hieraus hervorgegangen sein dürften. Neben einem saisonalen Abregnen abgestorbener Coccolithophoriden ist auch ein Sedimenteintrag über Kotpillen denkbar, was man zuweilen an einer nesterartigen Anreicherung von Coccolithen erkennen kann (vgl. Keupp 1977). Auch andere Biogene wurden teilweise als Koprolithen oder Speiballen eingetragen. Um Koprolithen handelt es sich bei den meist etwa 0,5 cm langen, gekrümmten Stäbchen, die in gewissen Lagen eine fast gesteinsbildende Häufigkeit erreichen können. In den noch nicht oxidierten Lagen erkennt man in diesen Stäbchen kohlige Holzfasern. Da in diesen Lagen auch viel feiner pflanzlicher Detritus enthalten ist, mag auch Bodenmaterial von den umgebenden Inseln beteiligt sein.

Saccocoma-Skelettelemente können ebenfalls einen erheblichen Anteil am Sediment erreichen (vgl. Tab. 2). Sie sind sowohl als Ganzes wie auch in den *Lumbricaria*-Koprolithen zum Meeresboden gelangt. Muschelschalen und Foraminiferen waren schließlich an treibenden Objekten angeheftet und wurden isoliert oder zusammen mit dem schließlich zum Meeresboden abgesunkenen Floß eingebettet.

Eine allochthone Karbonatquelle ist schließlich die biogene Kalkproduktion in den umliegenden Schwammriffen. Dieser Bestandteil aus Mikrobenkrusten, Schalen, Peloiden und Lithoklasten wurde überwiegend durch Turbidite, die „allodapischen Kalke“ Meischners, eingetragen. Es muß sich aufgrund der sedimentologischen Befunde um hochviskose Suspensionsströme von bereits akkumuliertem Material gehandelt haben. Die mehrfache interne Gradierung vieler Turbiditlagen dürfte auf Überlagerungseffekte zeitlich eng gestaffelt einsetzender Sedimentationsereignisse zustande gekommen sein.

Temmler (1964) ging von einer anorganischen Kalkausfällung innerhalb der Plattenkalk-Wanne aus. Solche Prozesse dürften sich jedoch weitgehend auf die Zementation des Sediments und den Ersatz kieseliger Komponenten durch Kalzit beschränken.

Eine Zeitdauer für die Ablagerung des Nusplinger Plattenkalks läßt sich nicht exakt angeben. Abgesehen vom untersten Profilabschnitt unterlag die Ammonitenfauna keinen erkennbaren evolutiven Veränderungen und kann einem einzigen Faunenhorizont (*hoelderi*-Horizont) zugerechnet werden. Die Dauer eines solchen Faunenhorizonts beträgt im Durchschnitt etwa 80000–100000 Jahre (Callomon 1995). Dabei muß aber im konkreten Fall berücksichtigt werden, daß der nächstjüngere Faunenhorizont keine zeitliche Eingrenzung zuläßt, da Schichten dieses Abschnitts bei Nusplingen bereits abgetragen sind. Die Sedimentationsdynamik spricht für eine sehr rasche Sedimentation einzelner Abschnitte, und zwar sowohl für den Plattenkalk als auch erst recht für die Eventlagen (Turbidite). Es muß allerdings auch immer wieder zu längeren Sedimentationsunterbrechungen gekommen sein, die in Gestalt von Trennflächen (Diagenese-Erscheinung) überliefert sind. Viele dieser Trennflächen dürften allerdings nur verhältnismäßig kurze Zeit den Meeresboden gebildet haben. In solchen Fällen sind beispielsweise oberflächliche Spuren wie *Serpentichnoides*, *Telsonichnus*, *Kouphichnium* (Schweigert 1997) und eine noch unbeschriebene Schwimmspur eines Fisches (*Undichna* n. ichnosp.) erhalten geblieben. Da es in der relativ abgeschlossenen, von Bodenströmungen praktisch freien Plattenkalkwanne (abgesehen von den steilen Rändern) zu keinen nennenswerten Erosionen gekommen sein kann, erscheint eine erheblich kürzere Sedimentationsdauer in der Größenordnung von nur wenigen tausend Jahren realistischer.

7. Ausblick

Die Untersuchung von Gesteinsdünnschliffen erweitert das durch Ätzmethoden ermittelte Inventar an Mikrofossilien. Umgelagertes Material aus Turbiditbänken gibt Hinweise auf das Faziesinventar und den Fossilbestand im Randbereich der Plattenkalkwanne und damit auf die dortigen Biotope, die heute der Abtragung zum Opfer gefallen sind.

Ein noch nicht aufgeklärtes sedimentologisches Problem stellen die im tieferen Teil des Plattenkalkprofils eingeschalteten stratiformen Silexlagen dar, deren Natur sich in einigen Fällen mit Hilfe von biostratinomischen Beobachtungen an Belemnitenrostren (Schweigert 1999) und anderen Fossilien als Bildungen an der Sedimentoberfläche herausstellte. Rezent gibt es nur sehr wenige Beispiele für derartige oberflächliche Kieselgel-Ausfällungen (vgl. Peterson & von der Borch 1962; Wise et al. 1972; Laschet 1984). Diese ungewöhnliche Art der Verkieselung wurde bei den bisherigen Untersuchungen von Silifizierungserscheinungen im Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Beurer 1971; Nagel & Lauxmann 1990) nicht erfaßt. Direkt am Meeresboden waren offenbar Bedingungen gegeben, die sich normalerweise im Porenwasser einstellen und dort zur Bildung frühdiagenetischer Silexknollen führen können. Diesbezüglich sind weitere Untersuchungen abzuwarten.

8. Literatur

Aldinger, H. (1930): Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen Weißen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Cbl. Mineral., Geol., Paläont., B, 1930: 257–267, 6 Abb.; Stuttgart.

Bantel, G. A. (1999): Mikrofazielle Untersuchung der Plattenkalke von Nusplingen. Dipl.-Arb. Univ. Stuttgart. 124 S., 106 Abb.; Stuttgart. – [Mskr.]

Beurer, M. (1971): Kieselsäureanreicherungen in den oberjurassischen Sedimenten der Schwäbischen Alb. – Beih. geol. Jb., 109: 1–69, 5 Taf., 7 Abb., 3 Tab.; Hannover.

Callomon, J. H. (1995): Time from fossils: S. S. Buckman and high-resolution geochronology. – *In*: Le Bas, M. J. (Hrsg.): Milestones in Geology. – Mem. Geol. Soc. London, **16**: 127–150, 6 Abb., 5 Tab.; London.

Dietl, G., Dietl, O., Kapitzke, M., Rieter, M., Schweigert, G., Ilg, A. &. Hugger, R. (1997): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1996. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **153**: 185–203, 6 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

Dietl, G., Kapitzke, M., Rieter, M., Schweigert, G. & Hugger, R. (1996): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1995. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **152**: 25–40, 6 Taf.; Stuttgart.

Dietl, G., Kapitzke, M., Rieter, M., Schweigert, G., Zügel, P. & Hugger, R. (1998): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1997. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **154**: 63–74, 4 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

Dietl, G. & Schweigert, G. (1999): Der Nusplinger Plattenkalk und seine Fossilien (Weißer Jura ζ, Ober-Kimmeridgium) (Exkursion N am 10. April 1999). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **81**: 257–271, 7 Abb.; Stuttgart.

Dietl, G., Schweigert, G., Franz, M. & Geyer, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **265**: 1–37, 3 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

Dimke, M. (1997): Fazies und Diagenese der „Tithon-Massenkalke“ und „Hangenden Bankkalke“ auf Blatt Neuhausen ob Eck (TK 8019) nebst einigen angewandten Aspekten ihrer Nutzung als Rohstoff (Farbe, Brech- und Mahlverhalten). Diss. Univ. Erlangen-Nürnberg, 117 S., 25 Taf., 16 Abb.; Erlangen 1997. – [Mskr.]

Donofrio, D. A. & Mostler, H. (1978): Zur Verbreitung der Saturnalidae (Radiolaria) im Mesozoikum der Nördlichen Kalkalpen und Südalpen. – Geol.-paläont. Mitt. Innsbruck, **7/5**: 1–55, 7 Taf., 8 Abb., 5 Tab.; Innsbruck.

Dumitrica, P. & Zügel, P. (1998): *Hexapylocapsa anachoreta* n. gen., n. sp., type of a new monocyrtid nassellarian family (Radiolaria) with double-shelled cephalis. – Paläont. Z., **72**: 249–256, 5 Abb.; Stuttgart.

Franz, M., Selg, M. & Maus, H. (1997): Der Beuroner Sandstein: eine pliozäne Donauablagerung als Indiz kretazischer Sedimentation in SW-Deutschland. – Jh. Geol. Landesamt Baden-Württemberg, **36**: 125–152, 9 Abb., 3 Tab.; Freiburg i. Br.

Fritz, P. (1966): Zur Genese von Dolomit und zuckerkörnigem Kalk im Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg). Mikroskopische Untersuchungen und Isotopenanalyse. – Arb. Geol.-Paläont. Inst. TH Stuttgart, N. F., **50**: 1–100, 9 Taf., 10 Abb., 11 Tab.; Stuttgart.

Freyberg, B. v. (1964): Geologie des Weißen Jura zwischen Eichstätt und Neuburg/Donau (Südliche Frankenalb). – Erlanger geol. Abh., **54**: 1–97, 11 Taf., 18 Abb.; Erlangen.

Fuchs, B. (1937): Geologische Beobachtungen bei Nusplingen und sedimentpetrographische Untersuchungen über die Entstehung der Nusplinger Plattenkalke. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **26**: 51–59, 1 Kt.; Stuttgart.

Gaillard, C. (1983): Les biohermes à spongiaires et leur environnement dans l’Oxfordien du Jura méridional.- Doc. Lab. Géol. Lyon, **90**: 1–515, 42 Taf., 187 Abb.; Lyon.

Hull, D. Meyerhoff (1997): Upper Jurassic Tethyan and southern Boreal radiolarians from western North America. – Micropaleontology, **43**, Supplements, **2**: 1–102, 51 Taf., 33 Abb.; New York.

Kaźmierczak, J. & Hillmer, G. (1974): Sclerosponge nature of the Lower Hauterivian „bryozoan“ *Neuropora pustulosa* (Roemer, 1839) from Western Germany. – Acta palaeont. Polonica, **19**: 443–453, 4 Taf., 1 Abb.; Warszawa.

Keupp, H. (1977): Ultrafazies und Genese der Solnhofener Plattenkalke. – Abh. naturhist. Ges. Nürnberg, **37**: 1–128, 19 Abb.; Nürnberg. – [1977a]

– (1977): Der Solnhofener Plattenkalk – Ein Blaugrünalgen-Laminit. – Paläont. Z., **51**: 102–116, 1 Taf., 4 Abb.; Stuttgart. – [1977b]

– (1978): Calcisphären des Untertithon der Südlichen Frankenalb und die systematische Stellung von *Pithonella* Lorenz 1901. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1978**: 87–98, 14 Abb.; Stuttgart. – [1978a]

– (1978): Das kalkige Nannoplankton der „Roten Mergel“ (Tithon-Basis) in der Südlichen Frankenalb und ein Assemblage-Vergleich mit anderen Proben des oberen Weißjura. – Geol. Bl. NO-Bayern, **28**: 80–117, 11 Abb., 3 Tab.; Erlangen. – [1978b]

– (1993): Aspects of the origin of the Solnhofen lithographic limestone facies based on new core drilling in the Maxberg quarry. – Geobios, Mém. spéc., **16**: 71–80, 2 Taf., 1 Abb.; Lyon.

KEUPP, H. & MATYSKIEWICZ, J. (1997): Zur Faziesrelevanz von *Saccocoma*-Resten (Schwebcrinoiden) in Oberjura-Kalken des nördlichen Tethys-Schelfs. – Geol. Bl. NO-Bayern, **47**: 53–70, 1 Taf., 3 Abb.; Erlangen.

KIESSLING, W. (1999): Late Jurassic Radiolaria from the Antarctic Peninsula. – Micropalaeontology, **45**, Supplements, **1**: 1–96, 15 Taf., 15 Abb., 5 Tab.; New York.

KOCH, R., SENOWBARI-DARYAN, B. & STRAUSS, H. (1994): The Late Jurassic „Massenkalk Fazies“ of Southern Germany: Calcareous Sand Piles rather than Organic Reefs. – Facies, **31**: 179–208, 8 Taf., 8 Abb., 2 Tab.; Erlangen.

KRAUTTER, M. & HARTMANN, D. (1999): Die Verschwammung in den Hornbuck-Schichten des Klettgaus (Ober-Oxfordium, westliche Schwäbische Alb, Baden-Württemberg). – Profil, **16**: 347–362, 23 Abb.; Stuttgart.

LASCHET, C. (1984): On the Origin of Cherts. – Facies, **10**: 257–290, 19 Abb., 2 Tab.; Erlangen.

MATYSKIEWICZ, J. (1997): Microfacies, sedimentation and some aspects of diagenesis of Upper Jurassic sediments from the elevated part of the Northern peri-Tethyan Shelf: a comparative study on the Lochen area (Schwäbische Alb) and the Cracow area (Cracow-Wielun Upland, Poland). – Berliner geowiss. Arb., E, **21**: 1–111, 15 Taf:, 18 Abb., 9 Tab.; Berlin.

MEYER, R. K. F. & SCHMIDT-KALER, H. (1994): Fazieswandel und Probleme der Stratigraphie im Obermalm (Tithon) zwischen Solnhofen und Neuburg/D. (Bayern). – Erlanger geol. Abh., **123**: 1–49, 10 Taf., 13 Abb.; Erlangen.

MILSOM, C. V. (1994): *Saccocoma*: A benthic crinoid from the Jurassic Solnhofen Limestone. – Palaeontology, **37**: 121–129, 4 Abb.; London.

NAGEL, R. & LAUXMANN, U. (1990): Zur Verkieselung der oberjurassischen Korallen in Württemberg. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1990**: 622–638, 9 Abb.; Stuttgart.

PETERSON, M. N. A. & VON DER BORCH, C. C. (1962): Chert: Modern Inorganic Deposition in a Carbonate-Precipitating Locality. – Science, **149**: 1501–1503, 3 Abb.; Washington.

REIF, W. E. (1967): Schwammspicula aus dem Weißen Jura zeta von Nattheim (Schwäbische Alb). – Palaeontographica, A, **127**: 85–102, 4 Taf., 1 Tab.; Stuttgart.

RIEGRAF, W. (1986): Callovian (Middle Jurassic) radiolaria and sponge spicules from Southwest Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **123**: 1–31, 4 Taf., 3 Abb.; Stuttgart.

SCHAIRER, G. (1971): Mikrofossilien aus Plattenkalken Süddeutschlands. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. histor. Geol., **11**: 110–123, 1 Taf., 110 Abb.; München.

SCHAIRER, G. & LUPU, M. (1969): Mikrofazielle Untersuchungen in untertithonischen, geschichteten Kalken von Kapfelberg bei Kelheim in Bayern. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. histor. Geol., **9**: 183–199, 2 Taf., 8 Abb.; München.

SCHALLER, J. & KOCH, R. (1996): Der Massenkalk des Schaufelsen im Oberen Donautal – Peloid-Lithoklast-Ooid-Krustenkalk oder Schwammriff-Komplex? (Malm δ4 und Malm ε). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **78**: 309–358, 4 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

SCHMALZRIEDT, A. (1991): Die Mikrofauna in Schwämmen, Schwamm- und „Normal“-Fazies des unteren und mittleren Malm (Oxfordium und Kimmeridgium, Ober-Jura) der westlichen und mittleren Schwäbischen Alb (Württemberg). – Tübinger mikropaläont. Mitt., **10**: 1–120, 14 Taf., 20 Abb.; Tübingen.

SCHMID, D. U. (1995): „*Tubiphytes*“ *morronensis* – eine fakultativ inkrustierende Foraminifere mit endosymbiontischen Algen. – Profil, **8**: 305–317, 13 Abb., Stuttgart.

– (1996): Marine Mikrobolithe und Mikroinkrustierer aus dem Oberjura. – Profil, **9**: 101–251, 150 Abb.; Stuttgart.

SCHMID, D. U. & LEINFELDER, R. R. (1996): The Jurassic *Lithocodium aggregatum – Troglotella incrustans* foraminiferal consortium. – Palaeontology, **39**: 21–52, 2 Taf., 9 Abb.; London.

SCHNEIDER, J. (1969): Die Carbonatgesteine des Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg). Dipl.-Arb. Univ. Stuttgart. 99 S., 131 Abb.; Stuttgart. – [Mskr.]

SCHAUER, M. (1998): Dynamische Stratigraphie, Diagenese und Rohstoffpotential des Oberjura (Kimmeridge 1–5) der Mittleren Schwäbischen Alb. – Tübinger geowiss. Arb., A, **36**: 1–153, 12 Taf., 55 Abb., 11 Tab.; Tübingen.

SCHWEIGERT, G. (1997): Bibliographie des Nusplinger Plattenkalks von 1823–1997. – Profil, **11**: 341–349, 1 Abb.; Stuttgart.

– (1998): Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **267**: 1–61, 13 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

– (1999): Miscellanea aus dem Nusplinger Plattenkalk. 1. Über Landpflanzenreste mit Foraminiferenbewuchs. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **81**: 347–354, 2 Abb.; Stuttgart. – [1999a]

– (1999): Erhaltung und Einbettung von Belemniten im Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **273**: 1–35, 4 Abb., 9 Taf.; Stuttgart. – [1999b]

Schweigert, G. & Dietl, G. (1999): Zur Erhaltung und Einbettung von Ammoniten im Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **272**: 1–31, 1 Abb., 9 Taf.; Stuttgart.

Sieverts-Doreck, H. (1955): Die Verbreitung der Crinoidengattung *Saccocoma* im Schwäbischen Jura. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **110**: 118–120; Stuttgart.

Steiger, T. (1992): Systematik, Stratigraphie und Palökologie der Radiolarien des Oberjura-Unterkreide-Grenzbereiches im Osterhorn-Tirolikum (Nördliche Kalkalpen, Salzburg und Bayern). – Zitteliana, **19**: 1–188, 27 Taf., 50 Abb.; München.

Temmler, H. (1964): Über die Schiefer- und Plattenkalke des Weißen Jura der Schwäbischen Alb. – Arb. geol.-paläont. Inst. TH Stuttgart, N.F., **43**: 1–106, 24 Taf., 18 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

– (1966): Über die Nusplinger Fazies des Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg). – Z. Dtsch. geol. Ges., **116**: 891–907, 5 Taf., 4 Abb., 2 Tab.; Hannover.

Wise, S. W., Buie, B. F. & Weaver, F. M. (1972): Chemically precipitated sedimentary cristobalite and the origin of chert. – Eclogae geol. Helv., **65**: 157–163, 4 Taf., 2 Abb.; Basel.

Zügel, P. (1997): Discovery of a radiolarian fauna from the Tithonian of the Solnhofen area (Southern Franconian Alb, southern Germany). – Paläont. Z., **71**: 197–209, 5 Abb.; Stuttgart.

Zügel, P., Riegraf, W., Schweigert, G. & Dietl, G. (1998): Radiolaria from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, SW Germany). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **268**: 1–43, 5 Taf., 8 Abb.; Stuttgart.

Adressen der Autoren:

Dipl.-Geol. G. Bantel, Dr. M. Nose, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Stuttgart, Herdweg 51, D-70174 Stuttgart.
Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.
Dr. H.-M. Schulz, Institut für Geologie und Paläontologie, Abteilung für Erdölgeologie, Technische Universität Clausthal, Leibnizstr. 10, D-38678 Clausthal-Zellerfeld.

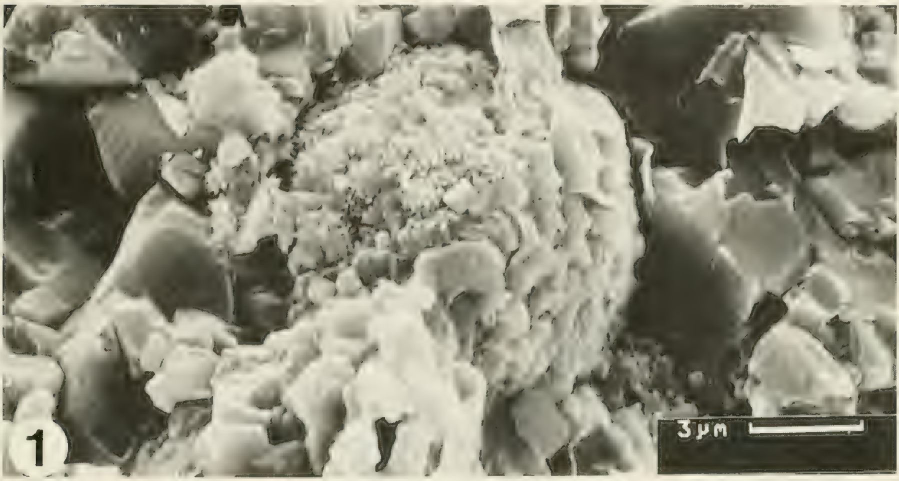
Tafel 1

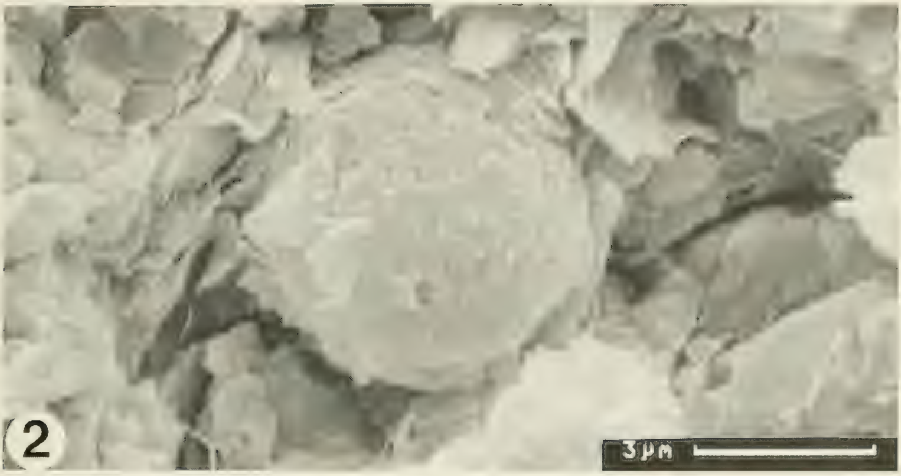
Fig. 1–3. REM-Aufnahmen des Nusplinger Plattenkalks. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone.

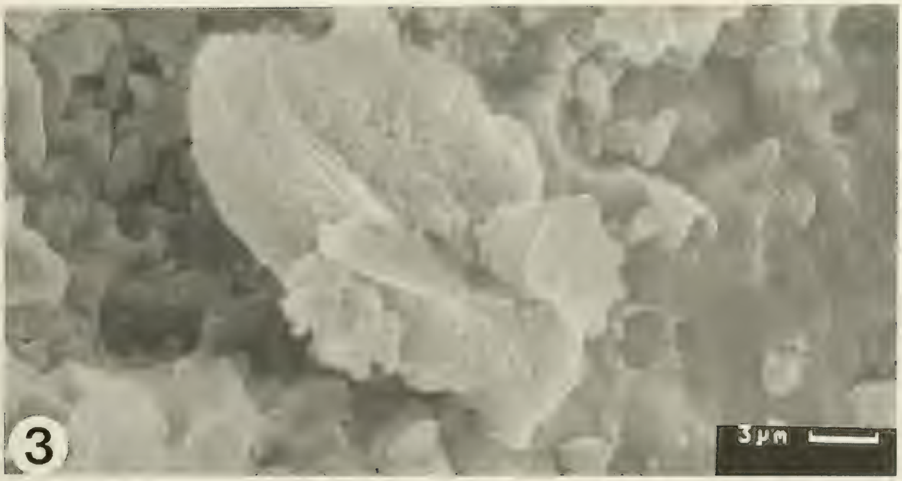
Fig. 1. Framboidales Pyrit-Aggregat. Egesheimer Steinbruch, REM-Probe aus Plattenkalk Pk4, 50 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64155.

Fig. 2. Dito. Nusplinger Steinbruch, REM-Probe aus Plattenkalk G, 10 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64177/1.

Fig. 3. Alginit-Struktur. Nusplinger Steinbruch, REM-Probe aus Plattenkalk F, 15 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64192/2.


1


2


3

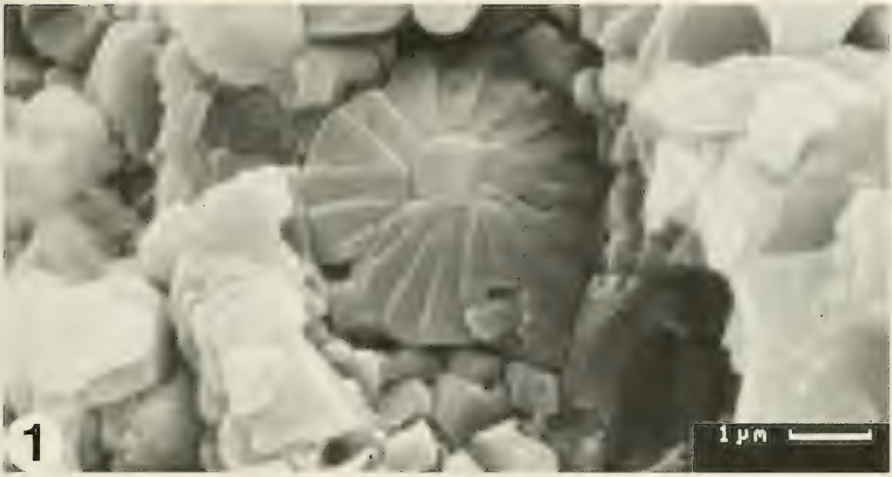
Tafel 2

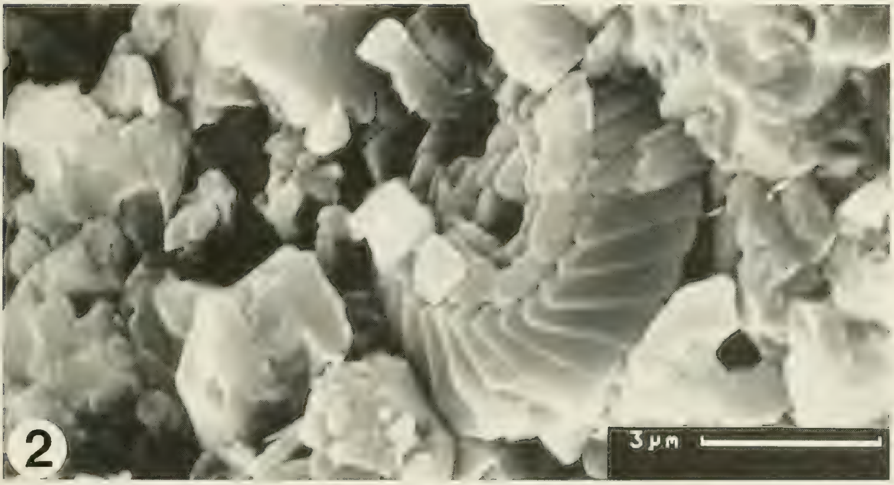
Fig. 1–3. Coccolithen aus REM-Aufnahmen des Nusplinger Plattenkalks. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone.

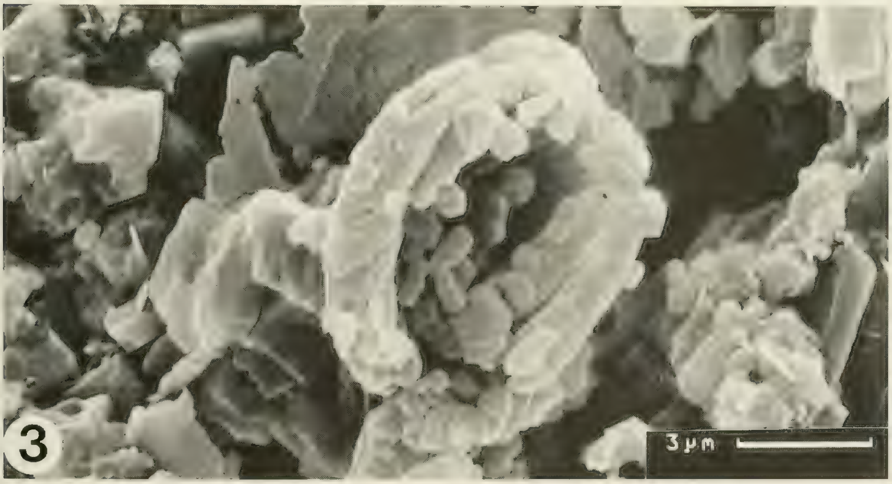
Fig. 1. *Cyclagelosphaera margereli* Noel. Egesheimer Steinbruch, REM-Probe aus Plattenkalk Pk 5, 25 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64161/1.

Fig. 2. *Ellipsagelosphaera britannica* (Stradner) Perch-Nielsen. Egesheimer Steinbruch, REM-Probe aus Plattenkalk Pk 4, 50 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64155.

Fig. 3. *Axopodorhabdus* sp. Egesheimer Steinbruch, REM-Probe aus Plattenkalk Pk 4, 50 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64155.


1
1 µm


2
3 µm


3
3 µm

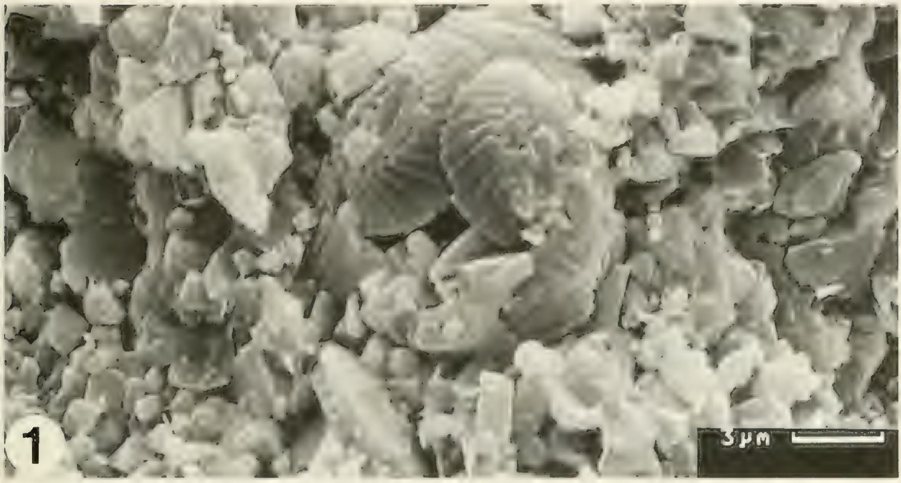
Tafel 3

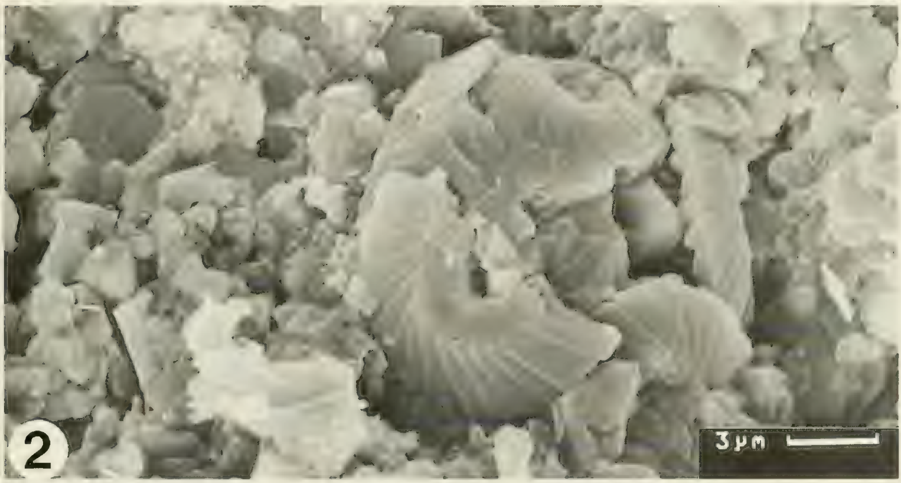
Fig. 1–3. Coccolithen aus REM-Aufnahmen des Nusplinger Plattenkalks. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone.

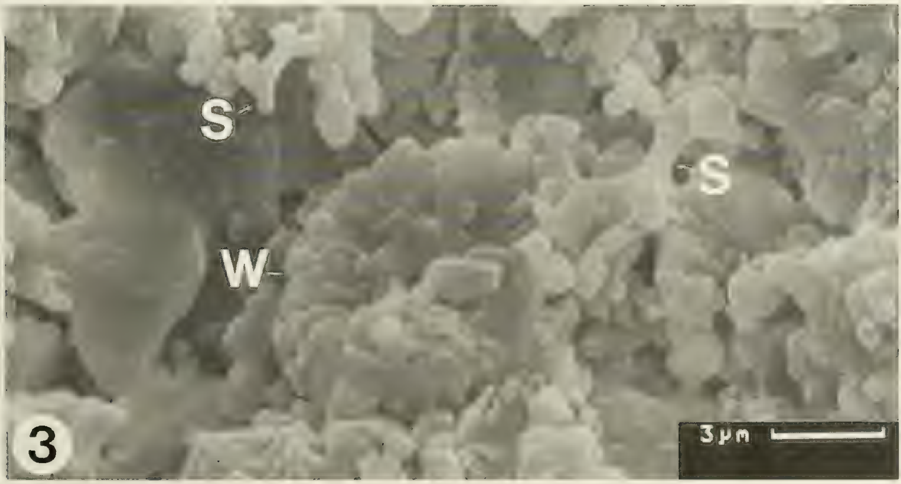
Fig. 1. *Watznaueria barnesae* (Black) Perch-Nielsen. Egesheimer Steinbruch, REM-Probe aus Plattenkalk Pk 4, 50 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64155.

Fig. 2. *Ellipsagelosphaera fossacincta* Black. Egesheimer Steinbruch, REM-Probe aus Plattenkalk Pk 5, 25 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64161/1.

Fig. 3. Mehrere Fragmente von *Stephanolithion bigotii* Deflandre (S) und ? *Watznaueria* sp. (W). Nusplinger Steinbruch, REM-Probe aus Plattenkalk F, 15 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64192/2.


1
3 µm


2
3 µm


S
S
W
3
3 µm

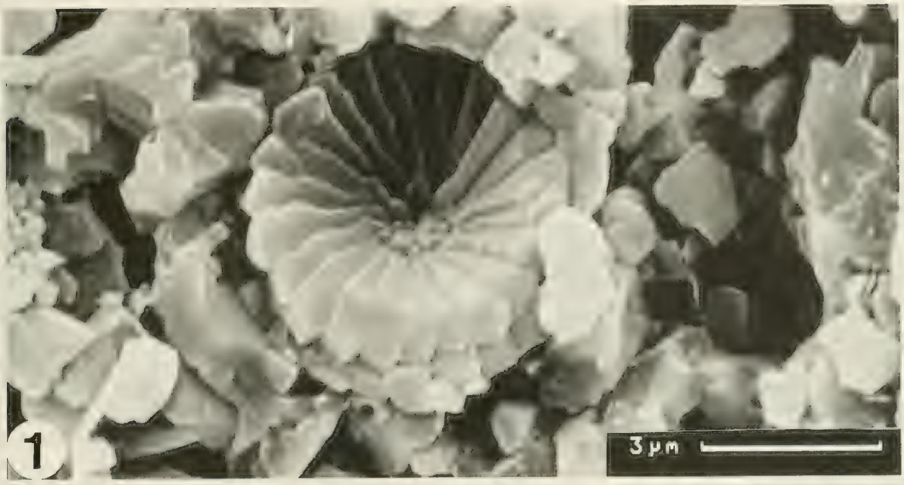
Tafel 4

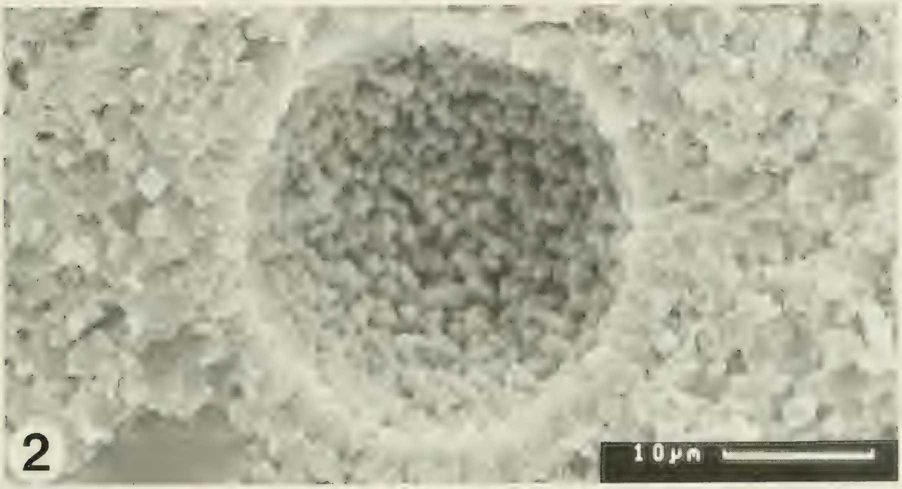
Fig. 1–4. Coccolithen, Calcisphären und Mikroben aus REM-Aufnahmen des Nusplinger Plattenkalks. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone.

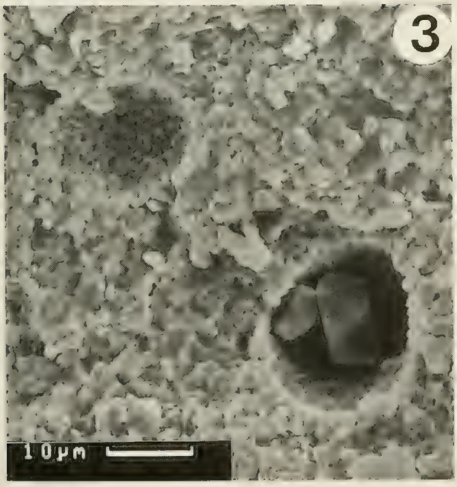
Fig. 1. *Cyclagelosphaera margereli* NOEL. Egesheimer Steinbruch, REM-Probe aus Plattenkalk Pk 4, 50 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64155.

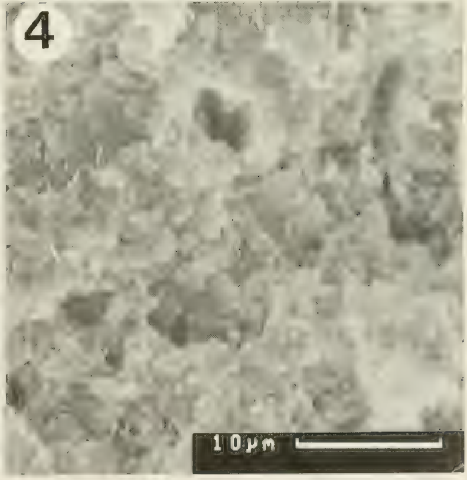
Fig. 2–3. *Orthopithonella gustafsoni* (BOLLI). Egesheimer Steinbruch, REM-Probe aus Plattenkalk Pk 5, 25 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64161/1.

Fig. 4. Coccale Bakterien. Egesheimer Steinbruch, REM-Probe von Plattenkalk Pk 4, 15 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64154/1.


1
3 µm


2
10 µm


3
10 µm


4
10 µm

Tafel 5

Fig. 1–9. Radiolarien aus Dünnschliffen des Nusplinger Plattenkalks. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone. – Maßstab 0,2 mm.

Fig. 1–2. *Acanthocircus amissus* (Squinabol), Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 4, 5 cm. v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64152.

Fig. 3. Dito. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 6, 45 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64168/2.

Fig. 4. *Acanthocircus amissus* (Squinabol), links, und *Triactoma* sp., rechts. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 5, 25 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64161/2.

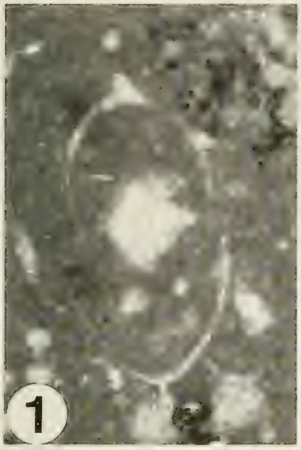
Fig. 5. *Triactoma* sp. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 4, 5 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64152.

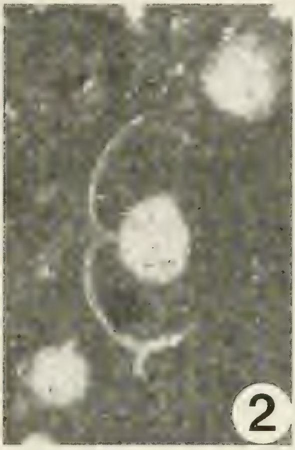
Fig. 6. *Acastea* sp. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 5, 25 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64161/2.

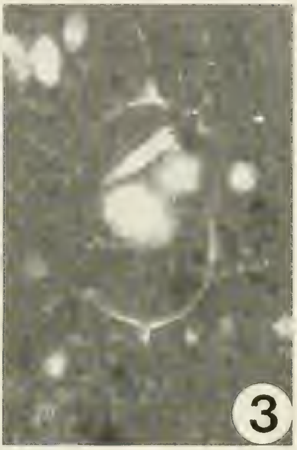
Fig. 7. Actinommidae gen. et sp. indet.; Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 1, 40 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64140/2.

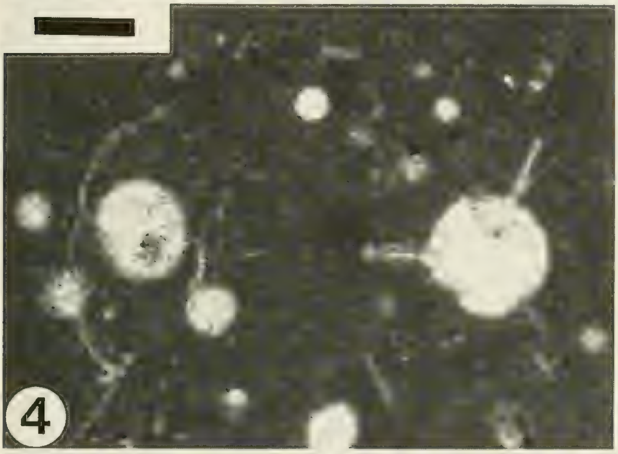
Fig. 8. *Pyramispongia barmsteinensis* (Steiger). Dünnschliff von Plattenkalk Pk 1, 25 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64141/2.

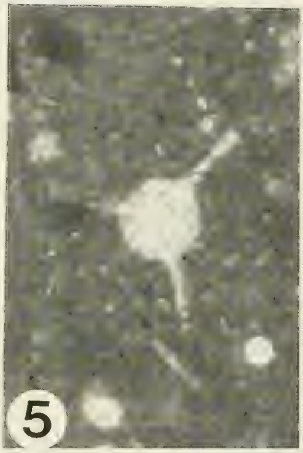
Fig. 9. *Archaeospongoprunum* sp. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 5, 25 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64161/2.

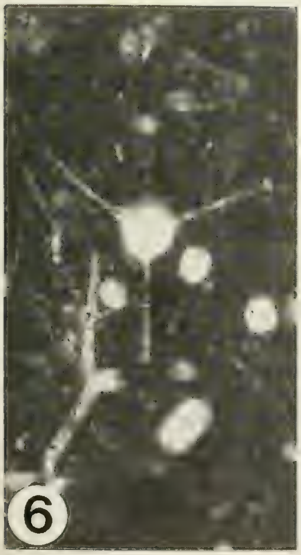

1

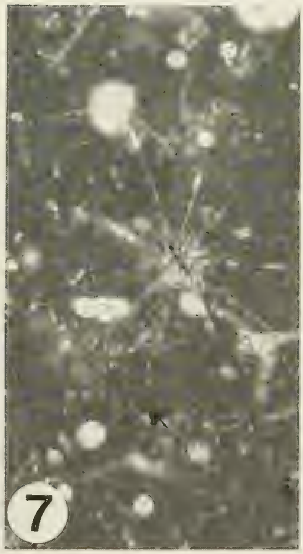

2

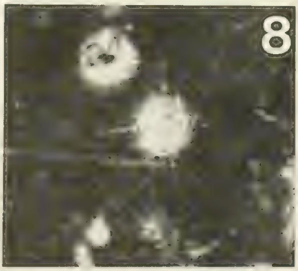

3

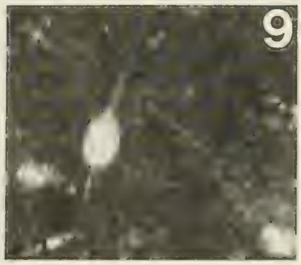

4


5


6


7


8


9

Tafel 6

Fig. 1–8. Radiolarien aus Dünnschliffen des Nusplinger Plattenkalks. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone. – Maßstab 0,2 mm

Fig. 1. *Halesium* sp., links, und *Tetraditryma* sp., rechts. Dünnschliff von Plattenkalk Pk 5, 25 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64161/2.

Fig. 2. *Higumastra* sp.; Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 6, 65 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64169.

Fig. 3. ? *Saldorfus* sp., Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 1, 40 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64140/2.

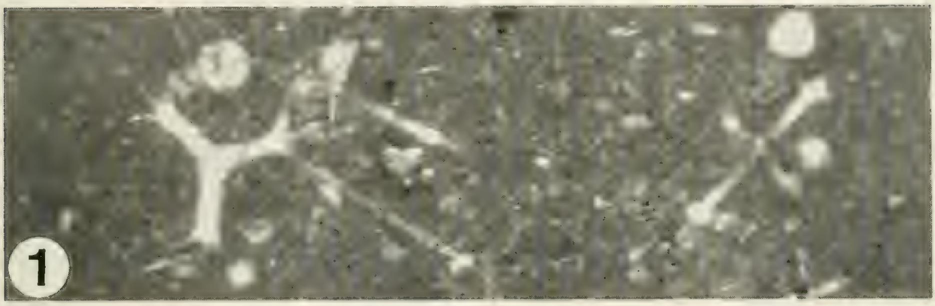
Fig. 4. *Homoeoparonaella* cf. *elegans* (Pessagno). Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 6, 45 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64168/2.

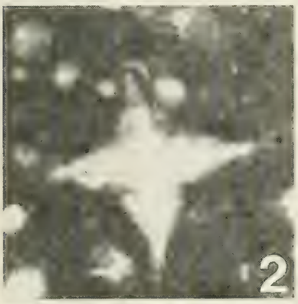
Fig. 5. *Homoeoparonaella* sp.; Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 6, 45 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64168/2.

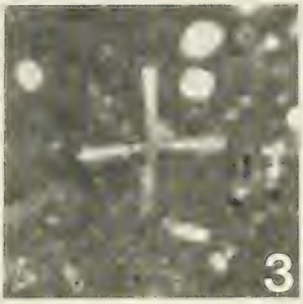
Fig. 6. *Halesium* sp. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 6, 65 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64169.

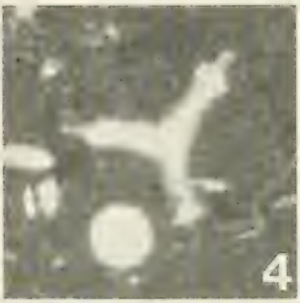
Fig. 7. *Angulabracchia* (?) *portmanni* Baumgartner. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Bank DB 3; SMNS Inv.-Nr. 64149/2.

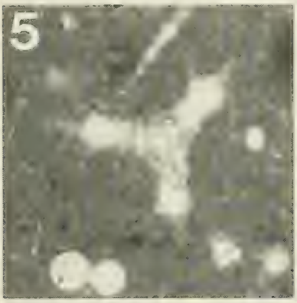
Fig. 8. *Homoeoparonaella* sp., links, und *Emiluvia* sp., rechts. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 1, 25 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64141/2.

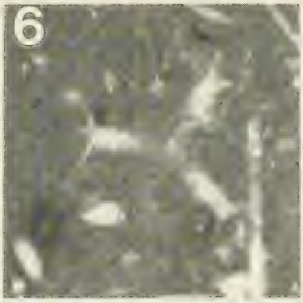

1


2

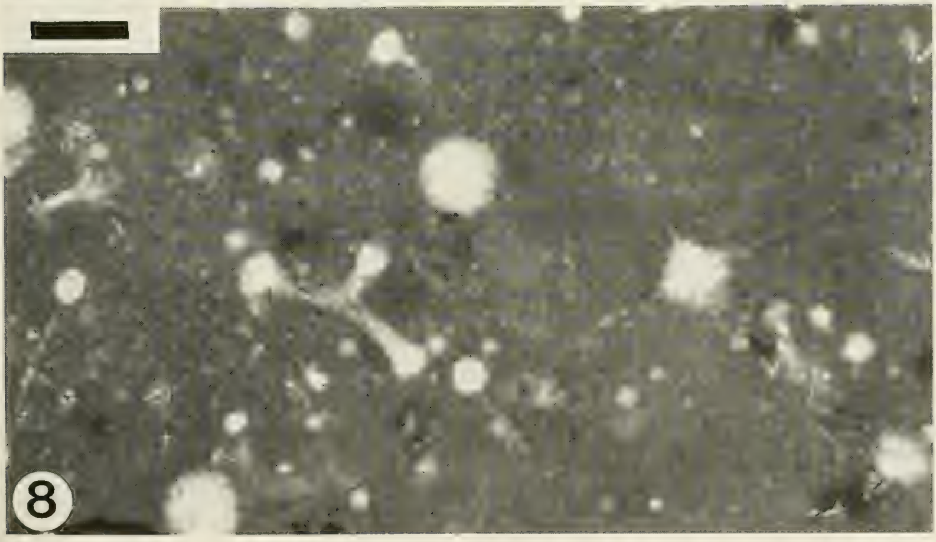

3


4


5


6

7


8

Tafel 7

Fig. 1–7. Radiolarien aus Dünnschliffen des Nusplinger Plattenkalks. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone. – Maßstab 0,2 mm.

Fig. 1. *Tritrabs ewingi* (Pessagno). Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 6, 65 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64169.

Fig. 2. *Homoeoparonaella* sp.; Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 6, 65 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64169.

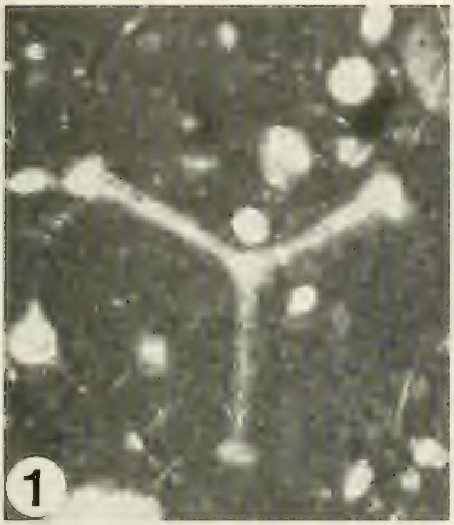
Fig. 3. ? *Tritrabs imperfecta* Hull. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 6, 45 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64168/2.

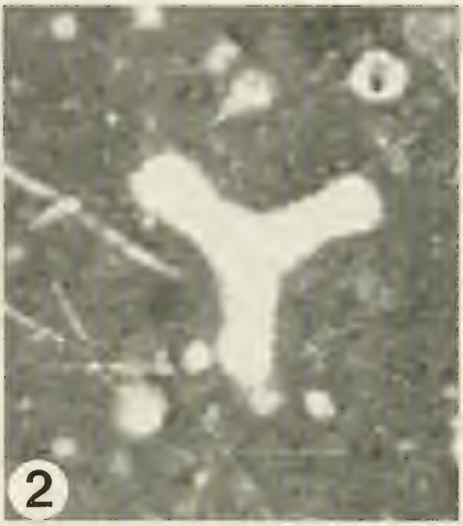
Fig. 4. *Napora* sp.; Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 1, 40 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64140/2.

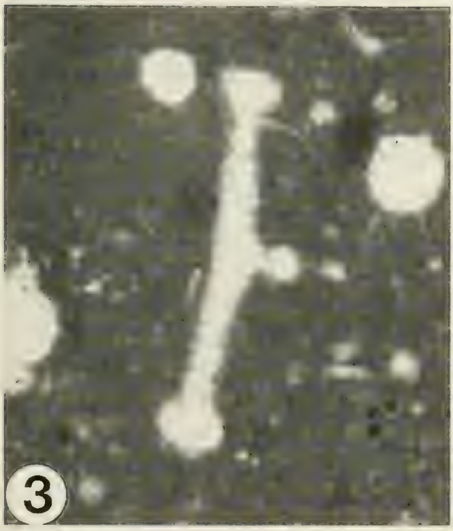
Fig. 5. *Deviatus diamphidius hipposidericus* (Foreman). Nusplinger Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk G, 40 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64179/2.

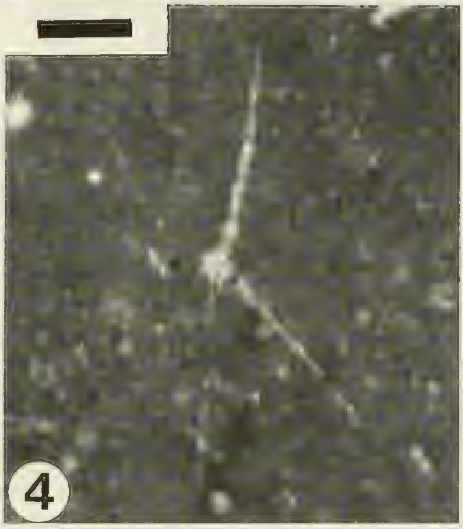
Fig. 6. Hagiastridae gen. et sp. indet.; Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 1, 40 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64140/1.

Fig. 7. *Mirifusus dianae* (Karrer). Dünnschliff von Plattenkalk Pk 1, 40 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64140/1.

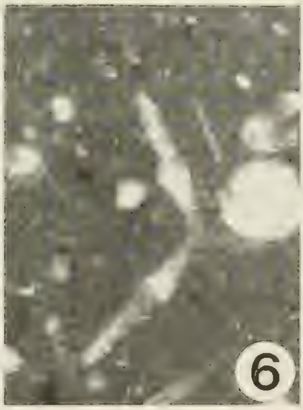

1

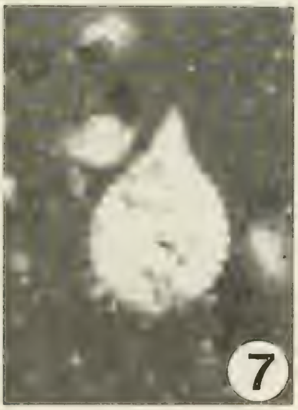

2


3


4

5


6


7

Tafel 8

Fig. 1–7. Radiolarien, Schwammspicula und *Saccocoma* aus Dünnschliffen des Nusplinger Plattenkalks. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone. – Maßstab 0,1 mm für Fig. 1–4, 0,5 mm für Fig. 5–7.

Fig. 1. *Tritrabs ewingi* (Pessagno). Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 6, 65 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64169.

Fig. 2. Dito. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 6, 45 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64168/2.

Fig. 3. Dito. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 1, 25 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64141/2.

Fig. 4. Quergeringeltes Schwammspiculum (Criccaltrop), darüber schlecht erhaltene Radiolarie *Mirifusus dianae* (Karrer). Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 3, 90 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64146.

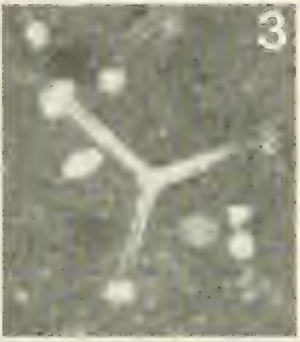
Fig. 5. Schwammspiculum (Dichotriaen). Nusplinger Steinbruch, Dünnschliff von Bank K6 (allochthone Blocklage); SMNS Inv.-Nr. 64189/1.

Fig. 6. *Saccocoma.* Noch in Teilzusammenhang befindliche Arme mit Pinnulae. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 6, 65 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64169.

Fig. 7. *Lumbricaria* ichnosp., aus Skelettelementen von *Saccocoma* bestehend. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk Pk 1, 40 cm v. o.; SMNS Inv.-Nr. 64140/2.

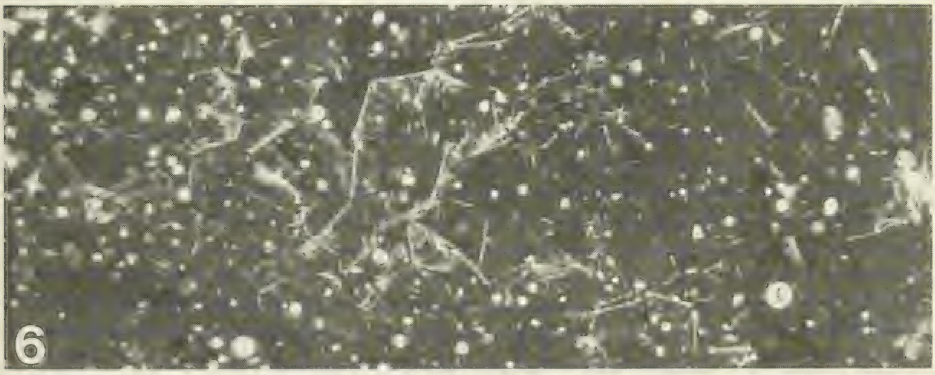
1

2


3

4

5


6

7

Tafel 9

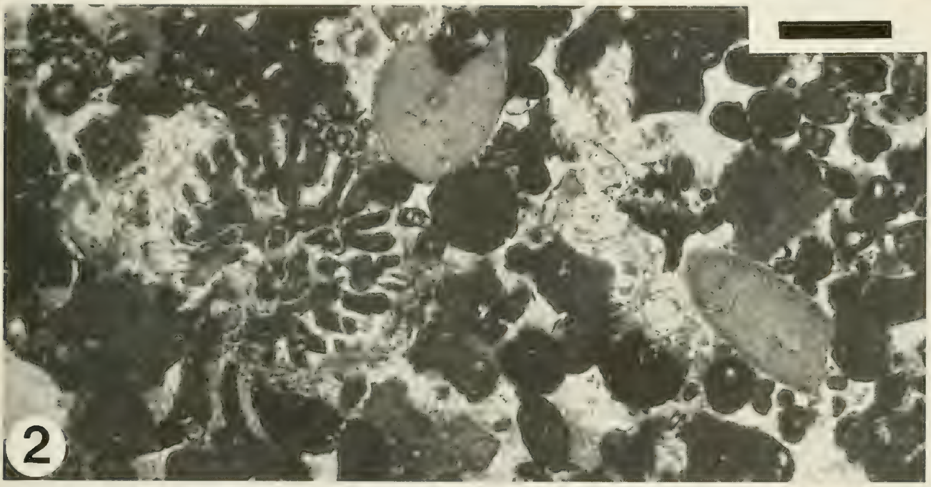
Fig. 1–3. Korallen und Foraminiferen aus dem Nusplinger Plattenkalk. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone.

Fig. 1. Koralle in Intraklast-Grainstone bis -Rudstone. An weiteren Biogenen ist ein Kieselschwamm-Fragment, eine *Terebella*-Wurmröhre und ein Lamellaptychus erkennbar. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Bank R; SMNS Inv.-Nr. 64137/2. – Maßstab 1 mm.

Fig. 2. Foraminifere *Thurammina* sp. im Interseptalraum einer Koralle. An weiteren Komponenten sind Seeigelstacheln, Mikrobenkrustenfragmente, Lithoklasten sowie zahlreiche Peloide erkennbar. Nusplinger Steinbruch, Dünnschliff von Bank K2, basisnaher Abschnitt des gradierten Grainstones. SMNS Inv.-Nr. 64180/2. – Maßstab 1 mm.

Fig. 3. Foraminiferen der Arten *Rectocyclammina chouberti* HOTTINGER (rechts) und ? *Subbdelloidina* sp. (links unten), letztere mit beginnender Verzweigung. Nusplinger Steinbruch, Dünnschliff von Bank K4; SMNS Inv.-Nr. 64181/3. – Maßstab 1 mm.

1


2

3

Tafel 10

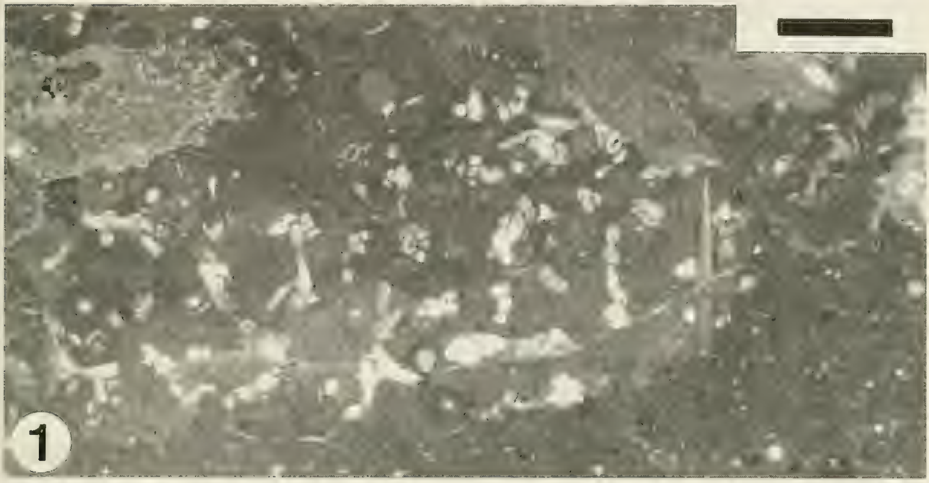
Fig. 1–4. Foraminiferen und anorganische Komponenten aus Turbiditlagen des Nusplinger Plattenkalks. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone.

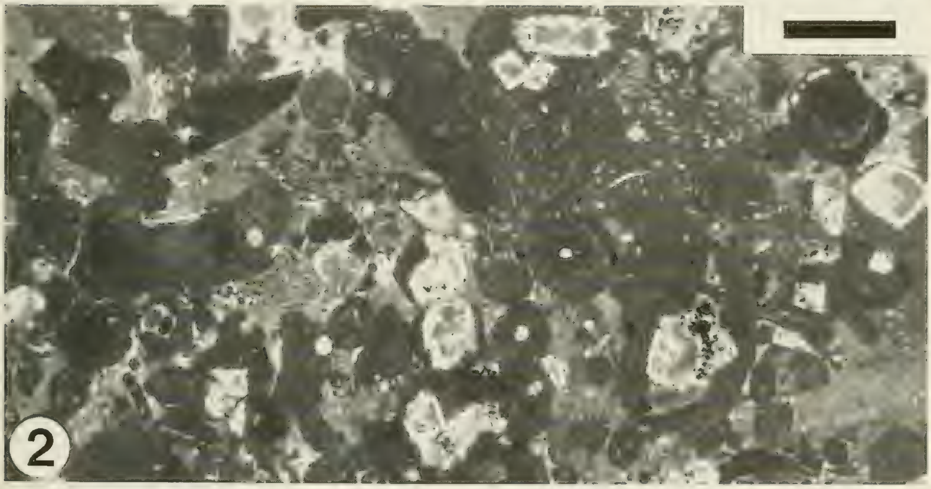
Fig. 1. Kolonie der Foraminifere *Tolypammina vagans* (Brady). Nusplinger Steinbruch, Dünnschliff von Bank K6 (Deckschichten); SMNS Inv.-Nr. 64191/1. – Maßstab 1 mm.

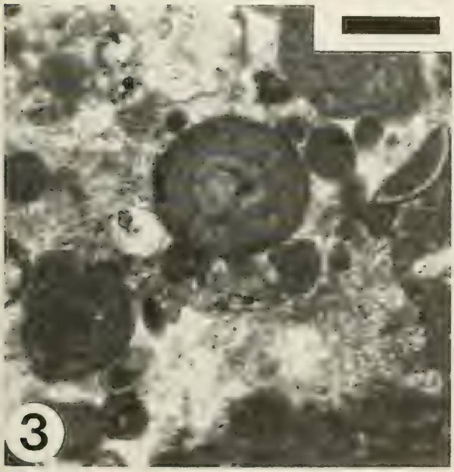
Fig. 2. Packstone mit resedimentierten, Dedolomit-Kristalle enthaltenden Komponenten als Hinweis auf intrajurassische Dolomitisierung und Rekalzitisierung. An Komponenten treten „*Tubiphytes*" *morronensis* (mit hellem Zentrum) und Mikrobenkrustenfragmente auf. Dünnschliff aus Bank K2 (Grobfraktion im unteren Abschnitt der Bank), SMNS Inv.-Nr. 64133/1. – Maßstab 1 mm.

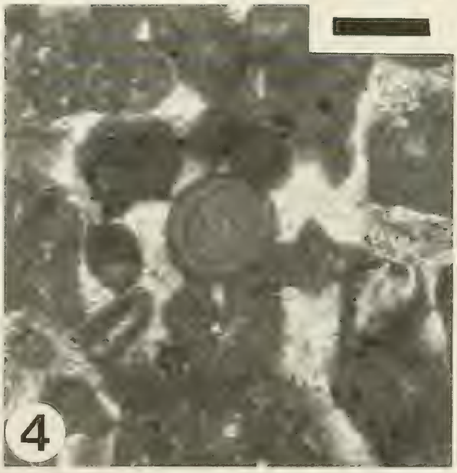
Fig. 3. Kalkooid. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Dünnschliff aus Bank K3 (Grobfraktion im unteren Abschnitt der Bank), SMNS Inv.-Nr. 64171/5. – Maßstab 0,3 mm.

Fig. 4. Kalkooid. Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Dünnschliff aus Bank K2 (Grobfraktion im unteren Abschnitt der Bank), SMNS Inv.-Nr. 64180/2. – Maßstab 0,3 mm.


1


2


3


4

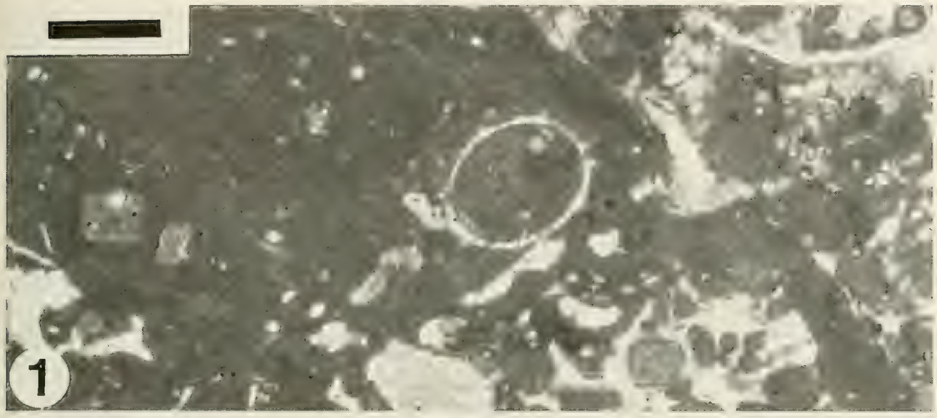
Tafel 11

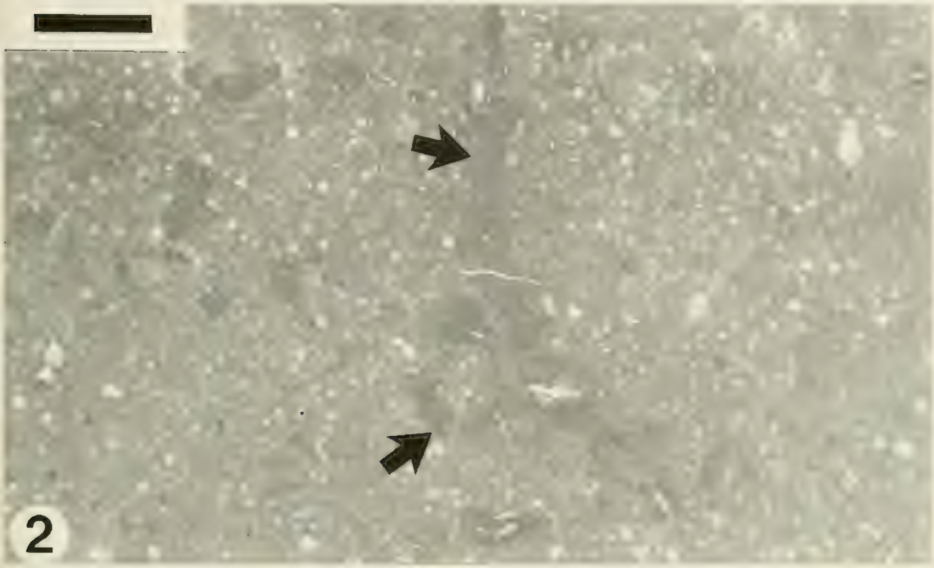
Fig. 1–3. Foraminiferen und andere Mikrofossilien aus dem Nusplinger Plattenkalk. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone.

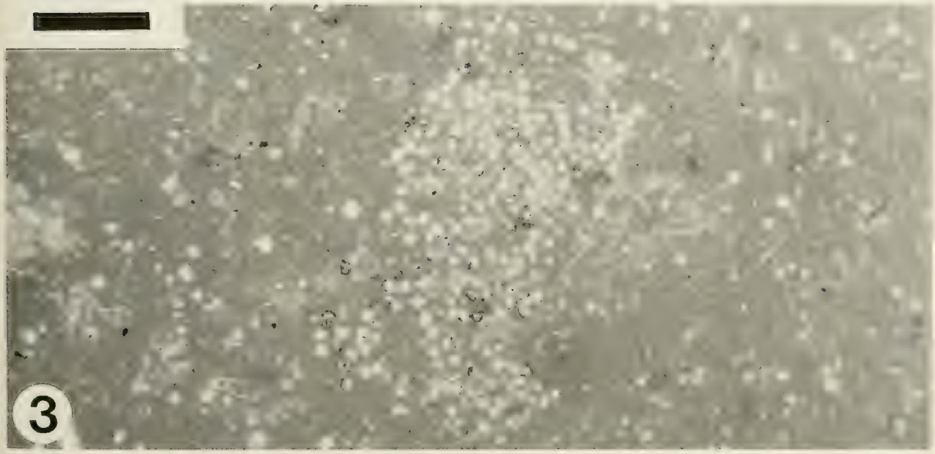
Fig. 1. Foraminifere *Bullopora tuberculata* (Sollas) in einem Lithoklasten; Querschnitt durch eine Kammer. Nusplinger Steinbruch, Dünnschliff von Bank K2 (Grobfraktion der Bank); SMNS Inv.-Nr. 64180/2. – Maßstab 1 mm.

Fig. 2. Verzweigtes Exemplar von „*Tubiphytes*" *morronensis* (Pfeile). Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von turbiditischer Einschaltung im Plattenkalk Pk 2; SMNS Inv.-Nr. 64142. – Maßstab 2 mm.

Fig. 3. Koprolith, aus Schwammrhaxen bestehend. Nusplinger Steinbruch, Dünnschliff von Plattenkalk; SMNS Inv.-Nr. 64199. – Maßstab 2 mm.


1


2


3

Tafel 12

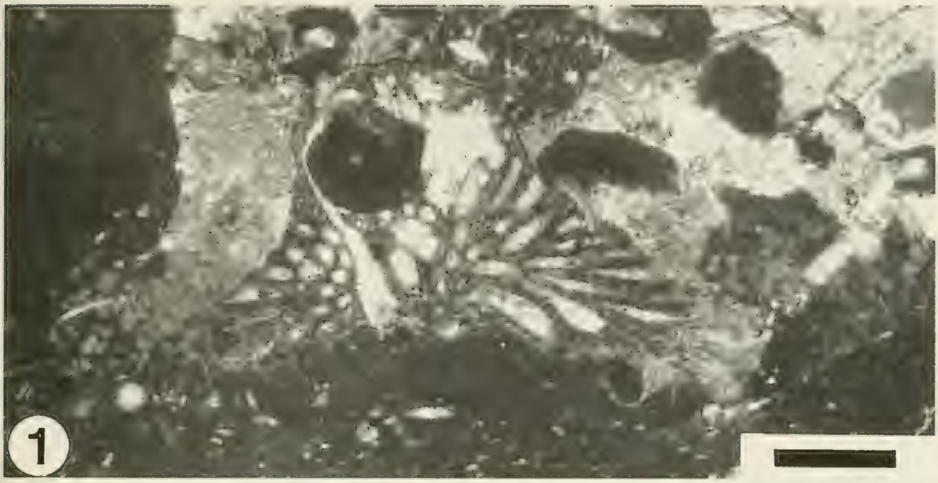
Fig. 1–4. Diverse Mikrofossilien aus dem Nusplinger Plattenkalk. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone. – Maßstab für Fig. 1–3: 1 mm.

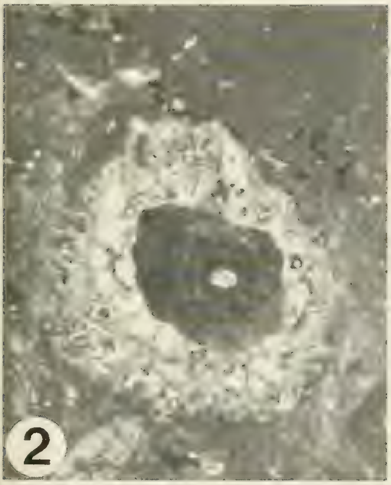
Fig. 1. Bryozoe, die Foraminifere „*Tubiphytes*“ *morronensis* umwachsend. Nusplinger Steinbruch, Dünnschliff von Bank K4 (Grobfraktion der Bank); SMNS Inv.-Nr. 64181/2.

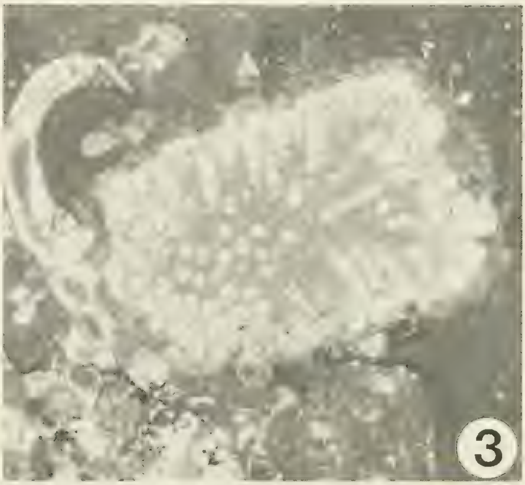
Fig. 2. Dito. Nusplinger Steinbruch, Dünnschliff von Bank K6 (allochthone Blocklage); SMNS Inv.-Nr. 64189/1.

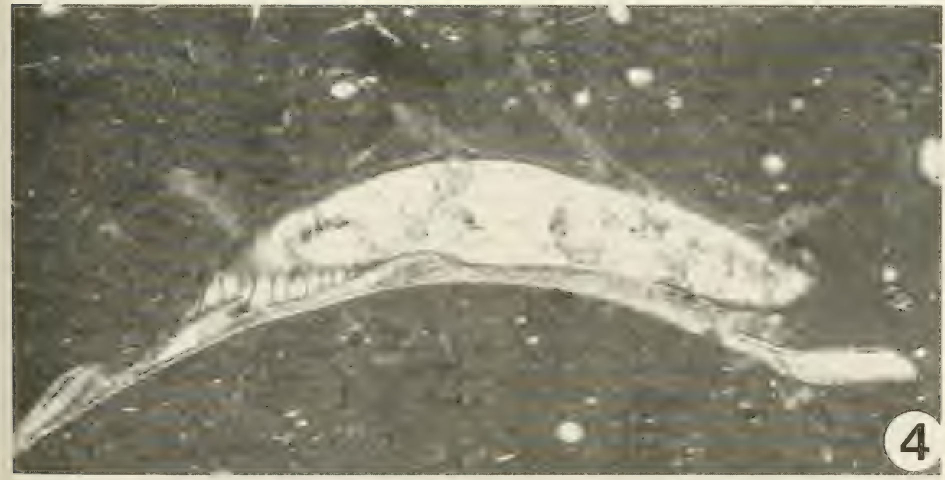
Fig. 3. *Neuropora* sp. Nusplinger Steinbruch, Dünnschliff von Bank K3 (Grobfraktion in unterer Bankhälfte); SMNS Inv.-Nr. 64171/6.

Fig. 4. Inkrustierender Serpulide auf einem Lamellaptychus. Man beachte die feinen Stacheln der äußeren Schalenschicht und die byssusartigen Stützelemente. Egesheimer Steinbruch, Dünnschliff von Kalkbank DB 4; SMNS Inv.-Nr. 64158. – Breite des Serpulidenquerschnitts 1,75 mm.


1


2


3


4

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

s937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 280	49 pp., 24 figs.	Stuttgart, 30. 12. 1999

The cranial and mandibular osteology of a new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany

By David J. Gower, Tübingen, Bristol and London

With 24 figures

Abstract

Batrachotomus kupferzellensis, a new genus and species of rauisuchian suchian archosaur, is diagnosed on the basis of incomplete, disarticulated, but well-preserved remains of at least five individuals recovered from Lettenkeuper (Longobardian, late Ladinian) deposits of the Lagerstätte Kupferzell-Bauersbach, in the Hohenlohe region of northern Baden-Württemberg, southern Germany. A familial assignment is not made because of the instability of rauisuchian taxonomy, caused by an incomplete understanding of morphology and phylogeny. The cranial and mandibular osteology of the new taxon, excluding the braincase, is described in detail and compared with that of known rauisuchians and other archosaurs.

The skull of *B. kupferzellensis* is characterized by at least two potential autapomorphies – naris larger than antorbital fenestra; depression on the ventrolateral surface of the postorbital. Other apparently derived features are shared with *Postosuchus kirkpatricki* (interlocking premaxilla-maxilla articulation surrounding a small opening; rugose ridge on dorsolateral elements of the dermatocranium), more than one other rauisuchian species (tongue-like medial process of the articular; kinked postorbital bar; anteriorly-arched nasal), and basal crocodylomorphs (e.g. laterally-overhanging postorbital-squamosal bar; topography of the dorsal surface of the skull roof). In the absence of wider tests of these hypotheses of homology and a consideration of other taxa and characters in an explicit analysis, a precise hypothesis of the phylogenetic relationships of *B. kupferzellensis* is not made.

Small differences between larger and smaller specimens (e.g. more robust and rugose ridge along dorsolateral edge of skull in the larger material) are interpreted as potential ontogenetic differences. The presence and form of soft-tissues of the antorbital region are inferred through comparisons with data from recent studies of extant and extinct archosaur anatomy. Although many of the articulations between individual elements appear to have been potentially mobile, a consideration of the skull and mandible as a whole suggests that adults of *B. kupferzellensis* lacked significant cranial or mandibular kinesis.

The good preservation of the Kupferzell specimens of *B. kupferzellensis* will probably make this fossil material important for the future resolution of rauisuchian and suchian phylogeny, and the improved understanding of the evolution of crocodilian-line archosaurs.

SMITHSONIAN
APR 12 2000

Zusammenfassung

Batrachotomus kupferzellensis, eine neue Gattung und Art aus der Verwandtschaft der Rauisuchier (Archosaurier: Suchia), wird anhand disartikulierter, aber sehr gut erhaltener Reste von zumindest fünf Individuen vorgestellt und beschrieben. Das Material stammt aus dem Lettenkeuper (Longobardium: Oberladin) von Kupferzell-Bauersbach (Hohenlohe, Nordwürttemberg). Eine Familienzuordnung wird vermieden, da sich die Taxonomie der Rauisuchier aufgrund der unzureichenden Kenntnis ihrer Morphologie und Phylogenie gegenwärtig in einem sehr instabilen Zustand befindet. Die Schädelosteologie der neuen Gattung wird mit Ausnahme des Hirnschädels detailliert beschrieben und mit dem anderer Rauisuchier und Archosaurier verglichen.

Der Schädel von *B. kupferzellensis* ist durch mindestens zwei Autapomorphien gekennzeichnet: die Naris ist länger als das Antorbitalfenster, und auf der ventrolateralen Oberfläche des Postorbitale befindet sich eine Vertiefung. Weitere, offenbar abgeleitete Merkmale hat die neue Form mit *Postosuchus kirkpatricki* gemeinsam: eine verzahnte Sutur zwischen Praemaxillare und Maxillare, die ein kleines Foramen einschließt, und eine aufgerauhte Leiste, die sich über die posterioren Elemente des Dermatocraniums erstreckt. Weitere Merkmale treten auch bei verschiedenen anderen Rauisuchiern auf: ein zungenförmiger medianer Vorsprung des Artikulare, eine gebogene Postorbitalspange, und ein vorn überdachtes Nasale. Mit basalen Crocodylomorphen schließlich hat *B. kupferzellensis* die lateral überlappende Postorbitale-Squamosum-Spange und die Proportionierung des Schädeldachs gemeinsam. Definitive Aussagen über verwandtschaftliche Beziehungen können erst unter Einbeziehung weiterer Taxa und Merkmale, sowie nach gründlicherer Prüfung einiger Homologie-Hypothesen gemacht werden.

Gewisse Unterschiede zwischen den verschieden großen Exemplaren werden als ontogenetische Veränderungen gedeutet, so z.B. die robustere und stärker aufgerauhte Oberfläche am hinteren Schädelrand. Schließlich wird ein Bild von der Organisation der Weichteilstrukturen in der Antorbitalregion entworfen, gestützt auf Vergleiche mit verschiedenen rezenten und fossilen Archosauriern. Trotz der potentiell beweglich gehaltenen Suturen scheint *B. kupferzellensis* über keine nennenswerte Schädel- oder Mandibelkinetik verfügt zu haben.

Die hervorragende Erhaltung des Kupferzeller Materials macht *B. kupferzellensis* zu einem wichtigen Bezugstaxon in der phylogenetischen Erforschung der Rauisuchier und Suchier allgemein, und läßt ein vertieftes Verständnis der Evolution innerhalb der Krokodilier-Linie erwarten.

Contents

1. Introduction 3
2. Geological setting 4
3. Material and methods 5
4. Systematics 6
5. Description of skull and mandible 9
   5.1. Reconstruction 9
   5.2. Dermal elements of the skull roof 9
   5.3. Palatal complex 26
   5.4. Mandible 30
   5.5. Dentition 37
6. Discussion 39
   6.1. Intraspecific variation 39
   6.2. Soft-tissues of the antorbital region 39
   6.3. Cranial and mandibular kinesis 40
   6.4. Phylogeny 42
7. Acknowledgements 43
8. Literature 44
9. Appendix I – current hypodigm of *Batrachotomus kupferzellensis* 47
   9.1. Holotype 47
   9.2. Referred specimens 47
10. Appendix II – abbreviations used in figures 48

1. Introduction

Despite recent consensus on many areas of basal archosaur phylogeny, one of the most outstanding areas of current uncertainty and disagreement is the relationships of the rauisuchians (in the sense used here – GOWER & WILKINSON 1996; GOWER in review). Pre-cladistic studies (e.g. CHATTERJEE 1985; GALTON 1985) grouped together taxa previously recognized as members of the Rauisuchidae, Prestosuchidae, and Poposauridae into the Sub- or Infraorder Rauisuchia. GAUTHIER (1986) employed Rauisuchia as a terminal taxon, but subsequent cladistic analyses have hypothesized that this group is paraphyletic, with poposaurids being more closely related to Crocodylomorpha than to rauisuchids or prestosuchids (e.g. BENTON & CLARK 1988; PARRISH 1993). The subset of non-poposaurid rauisuchians employed in recent cladistic analyses has usually been restricted to the best known and/or described forms, *Ticinosuchus ferox* and *Saurosuchus galilei* (although there has been disagreement as to whether these taxa are 'rauisuchids' or 'prestosuchids'). Recently, PARRISH (1993) has presented findings of the only cladistic phylogenetic analysis to include a wider range of rauisuchians as coded terminal taxa, and he hypothesized that the rauisuchians fall into three monophyletic families, none the sister group to each other. The only area of consensus that had emerged, regarding rauisuchian phylogeny, was that poposaurids were more closely related to crocodylomorphs than to other rauisuchians (GOWER & WILKINSON 1996). There is, however, a potentially major problem with this hypothesis because the taxon almost exclusively used to represent poposaurids (*Postosuchus kirkpatricki*) has recently (LONG & MURRY 1995) been claimed to have been based on a mixture of material that represents three recognizable genera belonging to three distinct families, and that the majority of the material (*Postosuchus kirkpatricki* in the sense of LONG & MURRY 1995) is rauisuchid rather than poposaurid. LONG & MURRY's (1995) study was essentially restricted to alpha taxonomy, so that while one can interpret their position as recognizing a monophyletic Rauisuchia, they did not present an explicit phylogenetic analysis or hypothesis.

Amid this rampant phylogenetic confusion, there have been relatively few recent additions to our knowledge of the morphology of these forms. Rauisuchians are often recognized as an important group represented by an assemblage of poorly-preserved and/or documented taxa (e.g. BENTON & GOWER 1997; GOWER in review), and this long-standing situation has undoubtedly contributed to the instability of hypotheses of relationships.

This paper focuses on the description of a new rauisuchian taxon, represented by abundant and well-preserved material from Kupferzell in southern Germany. The aim of this paper is to name and diagnose the new taxon, and to provide a detailed description of most of the cranial and mandibular osteology. Preliminary considerations of the relationships and significance of this new Kupferzell taxon are also presented. Detailed descriptions of the braincase and postcranial material, which are largely also well-preserved, are in preparation and will be presented elsewhere.

Archosauria is used here in its traditional sense (see JUUL 1994), with members of Archosauria *sensu* GAUTHIER (1986) being referred to as 'crown-group archosaurs'. Rauisuchia is also employed throughout in a traditional sense (see GOWER in review) – including all taxa usually classified in the Rauisuchidae, Prestosuchidae, Poposauridae, and Chatterjeeidae, even though rauisuchians might not be monophyletic. It should be noted that Rauisuchia has recently (PARRISH 1993) been applied to a hypothesized monophylum composed of Crocodylomorpha, Poposauridae, and Rauisuchidae (*sensu* PARRISH 1993).

Institution collections have been abbreviated as follows:

BMNH: The Natural History Museum, London
BPS: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München
GPIT: Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Universität Tübingen
ISI: Indian Statistical Institute, Calcutta
MNHN: Museum national d'Histoire naturelle, Paris
PIN: Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow
PIMUZ: Paläontologisches Institut und Museum der Universität, Zürich
SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart
TMM: Texas Memorial Museum, Austin
TTU: Texas Tech University Museum, Lubbock
UFRGS: Department of Paleontology and Stratigraphy, Federal University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre
WARMS: Warwickshire Museum, Warwick

2. Geological setting

All of the specimens used for the following description are derived from the Lagerstätte Kupferzell-Bauersbach, in the Hohenlohe region of northern Baden-Württemberg, southern Germany (Fig. 1). The locality was discovered by J. G. WEGELE in 1977 after the fossiliferous strata were exposed during construction of the

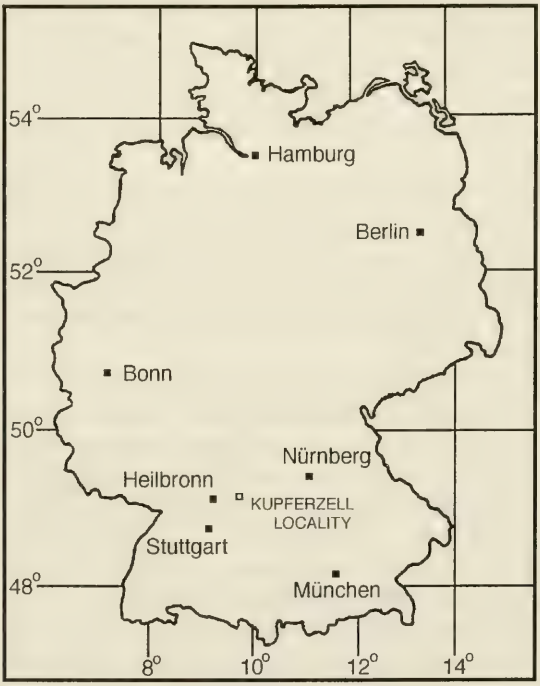


Fig. 1. Map of Germany, indicating position of the Kupferzell-Bauersbach locality.

Autobahn between Nürnberg and Heilbronn (Bundesautobahn A6, between km 674.5 and 674.8). The stratigraphy and sedimentology of the locality have been outlined by Mundlos & Wegele (1978) and Urlichs (1982). The fossils were recovered from a yellowish-green marl of variable thickness (approximately 30 cm thick at Kupferzell). This marl lies in the middle of several discrete beds that represent the Untere Graue Mergel at Kupferzell. These sediments represent the Upper Lettenkeuper and are Longobardian (late Ladinian) in age. The rich vertebrate fauna has mostly yet to be studied in detail, but it includes dipnoan (Schultze 1981) and actinopterygian fishes, two genera of plagiosaurid amphibians (*Gerrothorax* and *Plagiosuchus*), four genera of stereospondyl amphibians (the capitosaurids *Kupferzellia wildi*, Schoch 1997 and *Mastodonsaurus giganteus*, Schoch 1999, and a new trematosaurid and a new metoposaur-like taxon, Schoch & Werneburg in press), a nothosaur, the basal archosauromorph *Tanystropheus* sp., and a possible cynodont (for preliminary overviews see also Wild 1978a, b, c, 1980a, b, 1981; Hagdorn in press).

3. Material and methods

All of the material of the new taxon described here originates from the 1977 Kupferzell-Bauersbach excavation, and is stored at the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart. The material is almost entirely disarticulated, three-dimensionally preserved, and generally little distorted. The elements were prepared from the matrix mechanically.

Comparative data on basal archosaurs have been compiled from the literature and, where possible, direct observation. The following comparative material of rauisuchians has been studied first-hand:

BMNH	*Teratosaurus suevicus*; East African material described by Charig (1956)
BPS	*Rauisuchus tiradentes*; *Prestosuchus chiniquensis*; *P. loricatus*; *Procerosuchus celer*
GPIT	*Stagonosuchus nyassicus*
ISI	*Tikisuchus romeri*
MNHN	unnamed Moroccan form (see Dutuit 1979)
PIN	largely fragmentary material referred to several taxa (see review by Gower & Sennikov in press)
PIMUZ	*Ticinosuchus ferox*
SMNS	*Teratosaurus suevicus* (material referred by Galton 1985)
TMM	*Postosuchus kirkpatricki*; *Poposaurus gracilis*; *Lythrosuchus langstoni* (see Long & Murry 1995)
TTU	*Postosuchus kirkpatricki*; *Chatterjeea elegans*
UFRGS	specimen referred to *Prestosuchus chiniquensis* by Bonaparte (1978)
WARMS	*Bromsgroveia walkeri*

4. Systematics

Diapsida OSBORN, 1903
Archosauria COPE, 1869
Crurotarsi SERENO & ARCUCCI, 1990
Suchia KREBS, 1974

Batrachotomus gen. nov.

Type species: *Batrachotomus kupferzellensis* gen. et sp. nov.

Derivation of name: From the Greek *batrachos* (frog) and *tome* (cutting, slicing). The name refers to reconstructions of the Kupferzell locality (WILD 1978c, 1919, 1980a, b, 1981) in which rauisuchians are shown preying on the capitosaurid *Mastodonsaurus* (formerly classified in the Batrachia) – 'slicing' refers to the tall and narrow form of the skull, and laterally-compressed, serrated teeth.

Diagnosis. – As for the type species (by monotypy).

Batrachotomus kupferzellensis sp. nov.

1978a räuberischer Thecodontier – WILD: 188, 3 plates (pp. 190–192).
1978b Thecodontier – WILD: 5, 1 plate (p. 5).
1978c *Ticinosuchus* nahestehender Thecodontier – WILD: 794, 796–797, 1 plate (p. 797).
1979 Scheinkrokodil – WILD: 43,44,45, 2 plates (p. 45).
1980a *Ticinosuchus*-like rauisuchid – WILD: 16.
1980b Kupferzeller Rauisuchier – WILD: 113–115, figs. 7, 8.
1981 Rauisuchier – WILD: 50–51, fig. 9.
1985 rauisuchid thecodontian – GALTON: fig. 1A-C.
1985 Thecodontier, Familie Rauisuchidae – HAGDORN & SIMON: fig. 62.
1986 undescribed rauisuchid – BENTON: 295.
1993 Kupferzell rauisuchid – PARRISH: 301, figs. 1, 5C, 8, table 2.
1995 rauisuchid indet. – BENTON: table 1.
1995 cf. *Ticinosuchus* – BENTON & WILD in BENTON: 35.
1997 rauisuchian – GOWER: 82.
1998 *Kupferzellia* – DYKE: fig. 1C [nomen nudum, also preoccupied by *Kupferzellia* SCHOCH 1997]

Holotype: SMNS 52970, substantial but incomplete and disarticulated cranial and postcranial remains, apparently from a single individual. Rauisuchian elements recovered from the main Kupferzell excavation in 1977 can be referred to individuals belonging to either of two broad size classes. The smaller size class (skull length approximately 400 mm) is represented by remains of what must have been at least four individuals (four small left and four small right ilia), but there is no evidence that there was more than a single larger individual (skull length approximately 500 mm). Additionally, many cranial elements of the large size class can be shown to fit together precisely, and excavation records show that this material was relatively restricted and largely separate from the other recovered material (R. WILD, pers. comm.). SMNS 52970 is therefore interpreted as representing a single, large individual.

Type locality: N 49° 12' 52", E 9° 40' 52", Autobahn near Kupferzell-Bauersbach, Hohenlohekreis, Baden-Württemberg, Germany.

Type horizon: Untere Graue Mergel, Upper Lettenkeuper. Longobardian, Upper Ladinian, Middle Triassic (BRUNNER 1973, 1977, 1980; URLICHS 1982).

Derivation of name: The specific name refers to the type locality. *B. kupferzellensis* has been previously known informally as the "Kupferzell rauisuchian" (e.g. GOWER 1997).

Referred material: SMNS 80260–80339 all numbers inclusive, mostly disarticulated remains of at least four individuals. See Appendix I for detailed list.

Diagnosis. – Rauisuchian suchian archosaur with skull length up to at least 500 mm. Naris larger than anteriorly-tapered antorbital fenestra; interlocking articulation between premaxilla and maxilla surrounds a small opening between these elements; posterior process of premaxilla short and maxilla contributes to naris; nasal arched anteriorly and depressed posteromedially; rugose ridge present on dorsolateral elements of dermatocranium; frontal with medial sagittal ridge and surrounding depressions; postfrontal present; postorbital bar kinked; postorbital with ventrolateral depression; bar between lower and upper temporal fenestrae low and broad and formed by postorbital overlapping the squamosal; raised medial part of parietals holds shallow depression; dorsal fossa on palatine extensive; dentary with mild anterior expansion and probably three posterior processes; articular with robust tongue-like medial process pierced by foramen; small mandibular symphysis; teeth laterally compressed, serrated, and variable in size and shape – 4 premaxillary, 11 maxillary, and 11 or 12 dentary teeth; braincase with undivided metotic foramen and lateral exoccipital ridge posterior to foramen for exit of hypoglossal nerve; three sacral vertebrae; ilium held subhorizontally and with rugose, vertical supraacetabular ridge; pubis with moderate foot; paired dorsal osteoderms subquadrangular, flexed, mildly sculptured, and with anterior underlapping processes.

Remarks. – The material described here has been known in the literature for more than twenty years (e.g. WILD 1978), usually being referred to as a rauisuchid (e.g. GALTON 1985; BENTON 1993), comparable with *Ticinosuchus ferox* (e.g. WILD 1978). A more detailed consideration was given by PARRISH (1993), who scored various characters for the "Kupferzell rauisuchid" based on his observations of some of the material. PARRISH (1993) hypothesized that the material represented a taxon belonging to his concept of the Rauisuchidae, a clade also including *Rauisuchus tiradentes, Fasolasuchus tenax,* and *Lotosaurus edentus.* PARRISH (1993: 301) further suggested that the Kupferzell taxon "might possibly be referred to *Rauisuchus*". This proposal was lent support by PARRISH's (1993: 301) interpretation that the two taxa "share one notable synapomorphy", the "presence of two prominent ridges on the anterior face of the distal end of the fibula". However, I interpret the ridges present in this area (KREBS 1973: fig. 1) on the holotype fibula of *Rauisuchus tiradentes* (BSP AS XXV-90) to be preservational artefacts. Surface preservation of this specimen is poor, with each of the known elements being distorted and/or cracked. This interpretation aside, it is also clear that the known fibulae (SMNS 52970 and 80277) of the Kupferzell taxon certainly lack any closely comparable feature. Furthermore, there is a morphological difference between the Kupferzell taxon and *Rauisuchus tiradentes* (the latter has a relatively longer and more slender posterior process of the premaxilla: HUENE 1942; pers. obs.) and several close similarities between the Kupferzell taxon and many other rauisuchians (see below).

The morphology of the well preserved rauisuchian material from Kupferzell can be compared with, and be shown to differ clearly from, that of other described rauisuchians. *Ticinosuchus ferox* was found geographically and stratigraphically close to *Batrachotomus kupferzellensis. T. ferox* is known from an essentially complete holotype (KREBS 1965) and additional, incomplete specimens (KREBS 1965; PINNA & ARDUINI 1978), but the former is very strongly crushed, making detailed comparisons of three-dimensional morphology difficult, especially for cranial elements. Among the few detailed comparisons that can be made, there are some clear differences between the morphology of the Kupferzell taxon and that of *Ticinosuchus ferox* (pers. obs.). For example, relative to the height of the centra, the neural spines of the anterior cervical and anterior caudal vertebrae are shorter (anteroposteriorly) in *B. kupferzellensis*; the axis neural spine is smaller and more triangular; and the ilial facet for articulation with the first sacral rib is more extensive anteriorly. Clear, if not numerous, morphological differences are also seen between *B. kupferzellensis* and other known rauisuchian taxa, some of which are mentioned briefly here.

Teratosaurus suevicus (GALTON 1985; BENTON 1986; pers. obs.) has an ilium (material referred by GALTON 1985) with a more anterodorsally-inclined supraacetabular 'buttress' and a longer anterodorsal process, and a maxilla with a straighter and steeper anterior margin than that of *B. kupferzellensis*. *Poposaurus gracilis* (MEHL 1915; COLBERT 1951; LONG & MURRY 1995) has an ilium with a more anterodorsally-inclined supraacetabular 'buttress' and a longer anterodorsal process, and the same features are present in *Bromsgroveia walkeri* (GALTON 1985; GALTON & WALKER 1996; BENTON & GOWER 1997; pers. obs.) and *Lythrosuchus langstoni* (LONG & MURRY 1995; pers. obs.). *Stagonosuchus nyassicus* and *Prestosuchus chiniquensis* (HUENE 1938, 1942; pers. obs.) have only two sacral vertebrae, and their ilia lack a supraacetabular rugosity. The skull referred to *P. chiniquensis* by BARBERENA (1978) has a longer posterior process of the premaxilla, and the maxilla is excluded from the naris. *Saurosuchus galilei* (REIG 1959; SILL 1974) has a significantly longer posterior process of the premaxilla, a relatively smaller naris, an elongate opening between the premaxilla and maxilla, and only two sacral ribs. *Luperosuchus fractus* (ROMER 1971) has a more extensive posterior process of the premaxilla, a maxilla excluded from the naris, and an elongate opening between the premaxilla and maxilla. The documented material of *Fasolasuchus tenax* (BONAPARTE 1981) is very incomplete, but it includes a premaxilla with a longer posterior process than seen in *B. kupferzellensis*. *Heptasuchus clarki* (DAWLEY *et al.* 1979; but see WROBLEWSKI 1997) has only three premaxillary teeth, the maxilla is excluded from the naris, and the opening between the premaxilla and maxilla is perhaps larger. *Postosuchus kirkpatricki* (CHATTERJEE 1985; LONG & MURRY 1995; pers. obs.) has a much taller basisphenoid with a posteroventral trough, possible quadratojugal-postorbital contact, and the maxilla is excluded from the naris. *Tikisuchus romeri* (CHATTERJEE & MAJUMDAR 1987; pers. obs.) has a taller basisphenoid with a posteroventral trough, and a more simple anterior margin of the maxilla. *Chatterjeea elegans* (LONG & MURRY 1995; pers. obs.) and *Sillosuchus longicervix* (ALCOBER & PARRISH 1997) have much more strongly triradiate pelves, relatively more expanded ilial blades, more overhanging dorsal acetabular borders, and more elongate vertebral centra.

Clearly these differences are not numerous, and some might not be very significant, but this might be a function of the reduced number of comparisons that can be made between *B. kupferzellensis* and any of the other, less completely known, rauisuchian taxa. *B. kupferzellensis* shares similarities with many of the existing rauisuchian taxa, but to which one it shows the strongest derived affinity is currently unknown because of incomplete preservation and insufficient knowledge of the distribution of shared features within Suchia. The Kupferzell taxon could be named as a new species and assigned arbitrarily to one of the known genera to which it shows greatest affinity based on limited comparisons, e.g. *Postosuchus* or *Fasolasuchus*. A preferred, alternative resolution is the referral of the Kupferzell rauisuchian to a new genus as well as a new species. A robust revision of rauisuchian taxonomy might argue that the limited nature of some of the comparisons that can be made between the good Kupferzell material and less well known taxa suggests that most of the other rauisuchian genera and species should be considered *nomina dubia*. This course of action would be fairly drastic and, even if these taxa are eventually shown to be based on undiagnostic material, it would currently not help to achieve the immediate goal of a stable, meaningful, and useful taxonomy.

5. Description of skull and mandible

5.1. Reconstruction

To date, there has been no attempt to reconstruct or model the skull of *B. kupferzellensis* three-dimensionally. The skull reconstruction presented in Fig. 2 is an estimate composed from separate drawings of individual elements, or small groups of elements arranged in articulation, and is therefore preliminary in certain respects. The main aim of this reconstruction is limited to conveying approximate proportions and sutural patterns. The description should be consulted for information on the degrees of certainty of particular sutural arrangements. This reconstruction was drafted from information from skulls of different sizes, and it incorporates many unavoidable uncertainties and potential inaccuracies. It is strongly recommended that this figure is not used as the only source of information for the coding of phylogenetic data in character-taxon matrices.

5.2. Dermal bones of the skull roof

Premaxilla (Figs. 3, 5A)

Four premaxillae are preserved; the left and right antimeres of both SMNS 52970 and 80260. The main body of the premaxilla is strongly laterally compressed and, in lateral view, it is subquadrangular, being a little longer (anterior-posterior) than high (dorsal-ventral). In no example is the anterior ascending process complete. The lateral surface of the premaxilla bears several nutrient foramina, of which an anteroventral pair are recognizably constant. The external naris is remarkable for its large size. Its anteroventral margin is bordered by a shallow fossa.

The articulation between premaxilla and maxilla is of particular interest in terms of the diagnostic and phylogenetic importance previously assigned to the presence of a premaxilla-maxilla opening and/or kinetic premaxilla-maxilla joint among rauisuchians (e.g. BENTON & CLARK 1988; PARRISH 1993; see GOWER in review). PARRISH (1993: fig. 8) has recently figured the right premaxilla and maxilla of SMNS 52970 to indicate the nature of the articulation and the presence of a "subnarial fenestra" in *B. kupferzellensis*. The posterior part of the premaxilla has a relatively (by comparison with rauisuchians such as *Rauisuchus tiradentes*, *Saurosuchus galilei*, and *Postosuchus kirkpatricki*) short, lobe-like posterodorsal process, with longitudinal striations on its medial surface. The posterior edge of the premaxilla is smooth for a short distance immediately ventral to the base of this process. A roughened posterolateral depression extends from the lower boundary of this smooth section to the ventral edge of the premaxilla. The anterior edge of the maxilla consists correspondingly of two specialized articulatory regions separated by a smooth notch. An area below the notch laterally overlaps the roughened depression on the premaxilla,

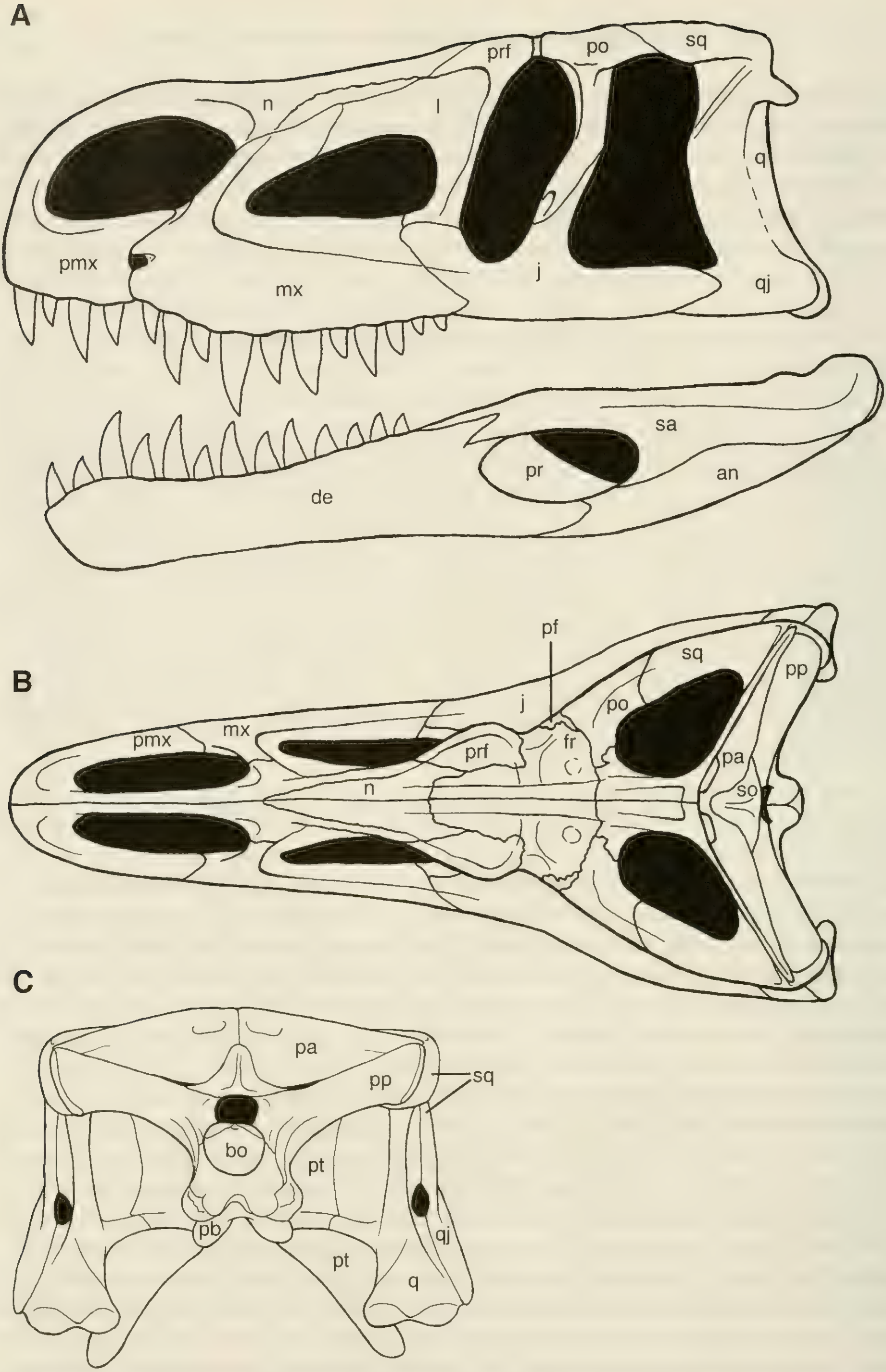

A
prf
po
sq
n
l
q
pmx
mx
j
qj
sa
pr
an
de
B
pf
sq
pp
j
po
pmx
mx
fr
prf
pa
n
so
C
pa
pp
sq
bo
pt
pb
qj
pt
q

Fig. 2. Preliminary reconstructions (see text, section 5.1) of the cranium and mandible of *Batrachotomus kupferzellensis* gen. et sp. nov. A: lateral view of cranium and mandible; B: dorsal view of cranium; C: occipital view of cranium not to scale. Skull length of known specimens approximately 400–500 mm. The text should be consulted for data on the morphology of individual elements, and it is recommended that this figure is not used as a primary source of phylogenetic data. Produced with the assistance of D. M. Henderson (Bristol).

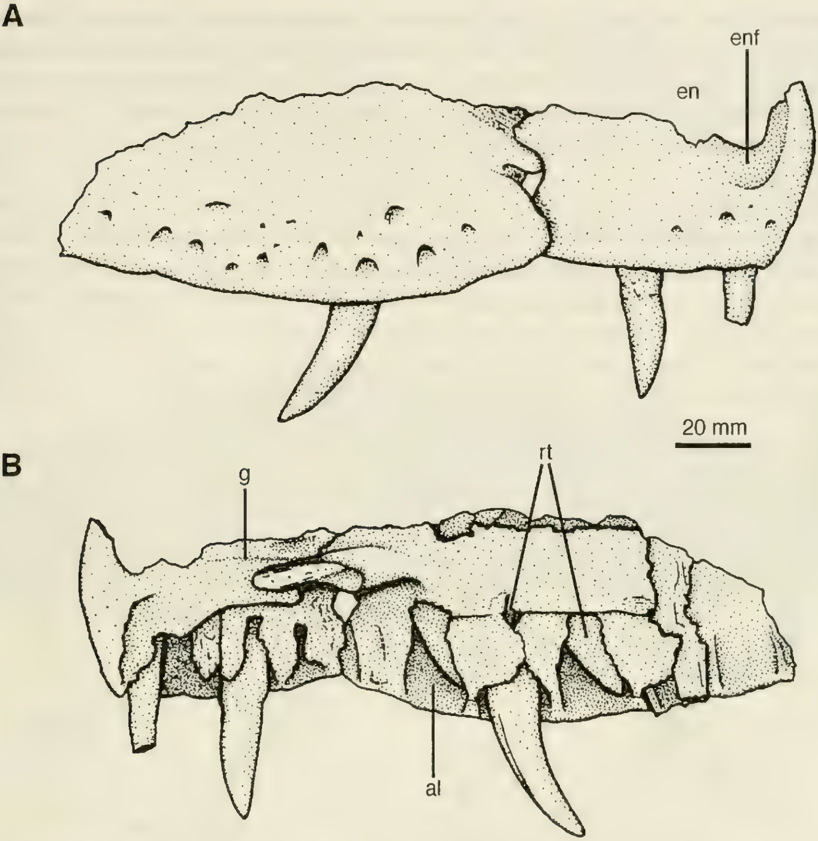


Fig. 3. Right premaxilla and part of maxilla of SMNS 80260. A: lateral; B: medial view. The posterior and dorsal parts of the maxilla, and distal ends of the dorsal and posterior processes of the premaxilla are absent.

while, dorsal to the maxillary notch, a slightly laterally raised, elongate dorsal area is itself overlapped by the posterodorsal premaxillary process (Figs. 3, 4). This is not apparent in Parrish's (1993) figure 8, where the premaxillary process is depicted anterior to the raised area on the maxilla, rather than overlapping it laterally. Additionally, the small foramen between maxilla and premaxilla, formed mostly by the maxillary notch, is positioned lower down the posterior margin of the premaxilla than shown by Parrish.

The medial surface of the premaxilla bears a small anterior symphyseal area. The palatal process is short. Anteriorly, the opposite palatal processes would have contacted each other along the midline. Further posteriorly, midline contact is not certain, because it is possible that the tapered anterior ends of the vomers (although not preserved – see below) would have lain between them. The posterior part of the palatal process underlaps, and articulates with, the anterior part of the maxillary palatal process. The dorsal edge of the part of the premaxilla that forms the ventral narial border bears a fine groove, seen in all preserved examples, that extends from just behind the prenarial ascending process to the point where the palatal process merges with the main body of the premaxilla.

The tooth-bearing margin is not particularly well preserved in any of the known premaxillae, although four alveoli are consistently present. In both SMNS 80260 examples, a small overhang forms a ventrally-open groove that extends from the dorsal part of the posteriormost premaxillary alveolus to the posterior edge of the premaxilla, where it borders the premaxilla-maxilla foramen.

Maxilla (Figs. 3, 4, 5)

The right maxilla of SMNS 52970 has been figured previously by GALTON (1985, fig.1) and PARRISH (1993, fig. 8). The left maxilla from the same specimen is also preserved, as are the left and right maxillae of SMNS 80260. The main body of the maxilla is tall and laterally compressed and the ventral margin, seen in lateral view, is notably convex. The lateral surface of the maxilla, particularly ventrally, bears a number of nutrient foramina distributed in a radiating pattern. The maxilla forms most of the

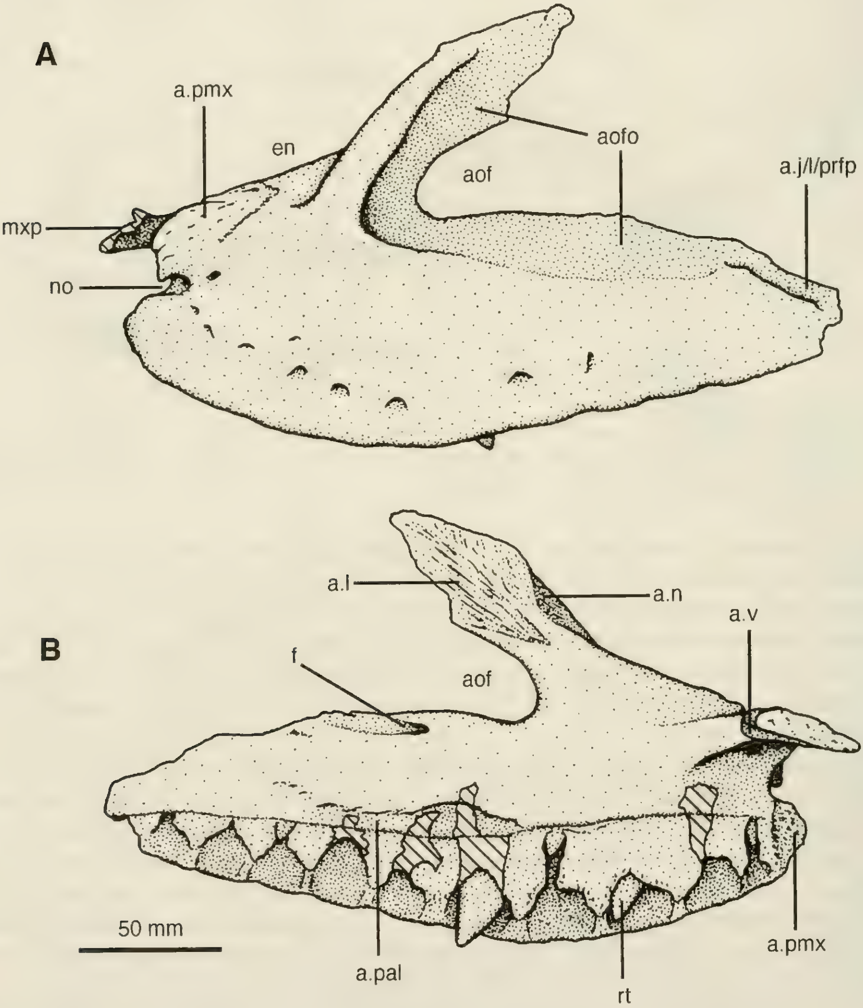


Fig. 4. Left maxilla of SMNS 52970. A: lateral; B: medial views.

border to the large antorbital fenestra, and holds a large proportion of the surrounding antorbital fossa.

The ascending process of the maxilla projects posterodorsally at an angle of approximately 45° to the long axis of the element. The lateral edge of this process forms a thickened, rounded, and overhanging ridge that separates the anterior border of the antorbital fossa from the posterior part of the narial fossa. The distal end of the ascending process of the maxilla continues back to contact the lacrimal, with the two elements together forming the dorsal border of the antorbital fenestra and fossa. The anterodorsal edge of the maxillary process articulates intimately with the descending flange of the nasal. At its ventral extent, this contact is a shallow tongue (nasal) in

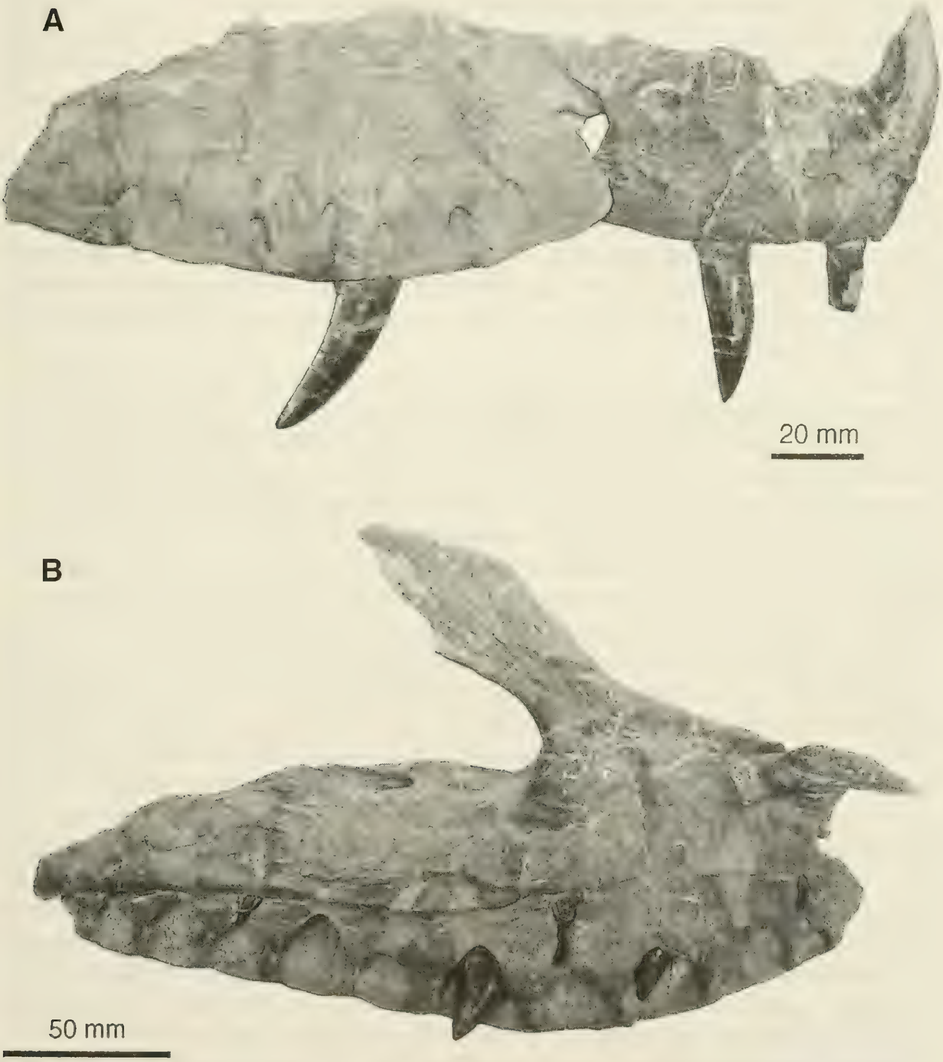


Fig. 5. A: right premaxilla and part of maxilla of SMNS 80260 in lateral view; B: left maxilla of SMNS 52970 in medial view.

groove (maxilla) articulation, and the articular surfaces of each element are gently striated. Further dorsally, the anterodorsal margin of the maxilla is drawn into a narrow, laterally-compressed edge that fits tightly into a correspondingly narrow groove on the nasal. This maxillary edge recedes posteriorly, and the posterodorsal end of the ascending process comes to articulate simply with a depression on the ventrolateral edge of the nasal. The medial surface of this part of the ascending maxillary process bears a striated, triangular depression that articulates with the lateral surface of the tapered anterior end of the lacrimal.

Most of the details of the premaxilla-maxilla articulation have been described above. The notch in the anterior margin of the maxilla represents the anterior terminus of a short groove that has a posterolaterally-anteromedially aligned long axis. Two small foramina lie in this groove just posterior to the notch. The posterior premaxillary process overlaps the maxilla up to the anterior end of the base of its ascending process. Contact is not achieved between this premaxillary process and the ventral flange of the nasal, so that the anterior margin of the maxilla makes a small contribution to the posterior border of the external naris.

Posteriorly, the maxilla articulates with the jugal and prefrontal/lacrimal. A dorsally-open maxillary groove extends from just behind the posterior termination of the antorbital fossa to the posterior edge of the maxilla. This is fairly deep and most of it accepts a significant part of the anteroventral edge of the jugal. The shallower anteromedial limit of the groove (actually present as a distinct slot on the left maxilla of SMNS 80260) receives the ventral tip of the preorbital pillar (perhaps both prefrontal and lacrimal).

There is a long, low step on the medial surface of the maxilla, running immediately above and approximately parallel to the ventral edge of the element (= dental groove of GALTON 1985: fig. 3). Located centrally, and close to the edge of this step, is a shallow depression that is interpreted as the area for articulation with the palatine. This depression extends from a point between the fourth and fifth tooth alveolus (in all preserved examples) back to approximately the ninth alveolus. The palatal process of the maxilla is situated far anteriorly – protruding clear of the anterior margin of the main body of the maxilla. It is dorsoventrally compressed, fairly short, and tapered anteriorly. Its dorsal surface is essentially featureless, but the ventral surface is characterized by confluent, depressed anterolateral and medial facets. The medial facet is narrow, tapers anteriorly, and runs for the length of the palatal process. It is hypothesized that the opposite maxillary palatal processes met along the midline, and were underlain by a pair of narrow vomers that articulated with this medial facet and also with each other, along the midline. The anterolateral facet is very shallow, lightly striated, and articulated with the dorsal surface of the premaxillary palatal process. A shallow depression on the medial surface of the anterior part of the maxilla is bounded by the dorsal surface of the palatal process and the thin anterodorsal edge of the part of the maxilla that borders the naris. A deeper hollow is positioned beneath the ventral surface of the base of the maxillary palatal process. An equivalent hollow in *Postosuchus kirkpatricki* was identified by CHATTERJEE (1985) as a space for the Jacobson's organ, which is absent in at least late embryos and adults of extant archosaurs (PARSONS 1970; DØVING & TROTIER 1998).

A further notable feature on the medial surface of the maxilla is a posteriorly-opening foramen, positioned a short distance behind the ascending process and just below the ventral border of the antorbital fenestra. It occupies a position that represents the approximate location of the centre of radiation of the numerous nutrient foramina seen on the lateral surface, and it is interpreted as transmitting the maxillary nerve and accompanying vessels (e.g. see WITMER 1995, 1997). An equivalent foramen can be seen in many archosaurs, including the rauisuchian *Teratosaurus suevicus* (GALTON 1985: fig. 3A, "infraorbital foramen") and the unnamed Moroccan form (DUTUIT 1979: fig. 1).

Both of the SMNS 52970 maxillae hold eleven tooth alveoli. The number in the smaller SMNS 80260, while approximately the same, is uncertain because of less complete preservation. The septa lying between the alveoli are well defined. Posteriorly they generally form clear interdental plates, similar to those in *Saurosuchus galilei* (SILL 1974), while further anteriorly the distinction between individual plates is less clear (or less well preserved), with a closer resemblance to the maxillae of *Postosuchus kirkpatricki* (CHATTERJEE 1985) and *Teratosaurus suevicus* (GALTON 1985; BENTON 1986), apart perhaps from the possible absence of interseptal foramina in *B. kupferzellensis.*

Certain constructional features of the maxilla of *B. kupferzellensis* are seen in a wide range of early archosaurs (e.g. *Erythrosuchus africanus,* pers. obs.; *Sphenosuchus acutus*, WALKER 1990) suggesting that they are plesiomorphic for at least the archosaur crown-group. These features include the medial neurovascular pit, the shallow facet for the palatine, the groove for an interlocking articulation with the anterior part of the jugal, and the low medial step above and approximately parallel to the ventral margin of the maxilla.

Nasal (Figs. 6, 7)

The morphology of the nasal can be described from the two best-preserved examples, belonging to the left side of SMNS 52970 (Figs. 6A, 7) and the right side of 80260 (Fig. 6B-D). It is a long and slender element with a descending process that articulates with the maxilla. Anteriorly, it possesses a long and laterally-compressed process that forms the internarial bar together with the prenarial ascending process of the premaxilla. Details of the articulation with the premaxilla are not known.

A thickened and rugose ridge extends along most of the dorsolateral edge of the nasal. This ridge is straight to gently curved in lateral view, but the symphyseal medial edge of the nasal is markedly sinusoidal, being at its ventralmost extent just behind a point level with the descending process. The posterior half of the paired nasals therefore exhibits a marked dorsomedial depression bordered by roughened lateral ridges, while the anterior halves, where the ridges converge, form a raised medial convexity. In lateral view, this gives the front of the snout a Roman-nosed appearance (as ROMER 1971a describes for *Luperosuchus fractus*, and BARBERENA 1978 describes for the skull he referred to *Prestosuchus chiniquensis*). The rugose dorsolateral ridges on each nasal, and the central depression on the skull roof that they border, are associated features that closely resemble the condition seen in *Postosuchus kirkpatricki* (LONG & MURRY 1995; pers. obs.). The dorsal surface of the nasals of *Sphenosuchus acutus* (WALKER 1990: 14) and *Dibrothrosuchus elaphros* (WITMER 1997: fig. 24) also bears a posteromedial concavity.

The descending process of the nasal is a fairly short, transversely-expanded, lobe-like structure. Its posteroventral surface bears a heavily-striated groove that articulates with the anterodorsal edge of the maxillary ascending process. The lateral edge of the descending nasal process is thickened and it forms a dorsal continuation of the

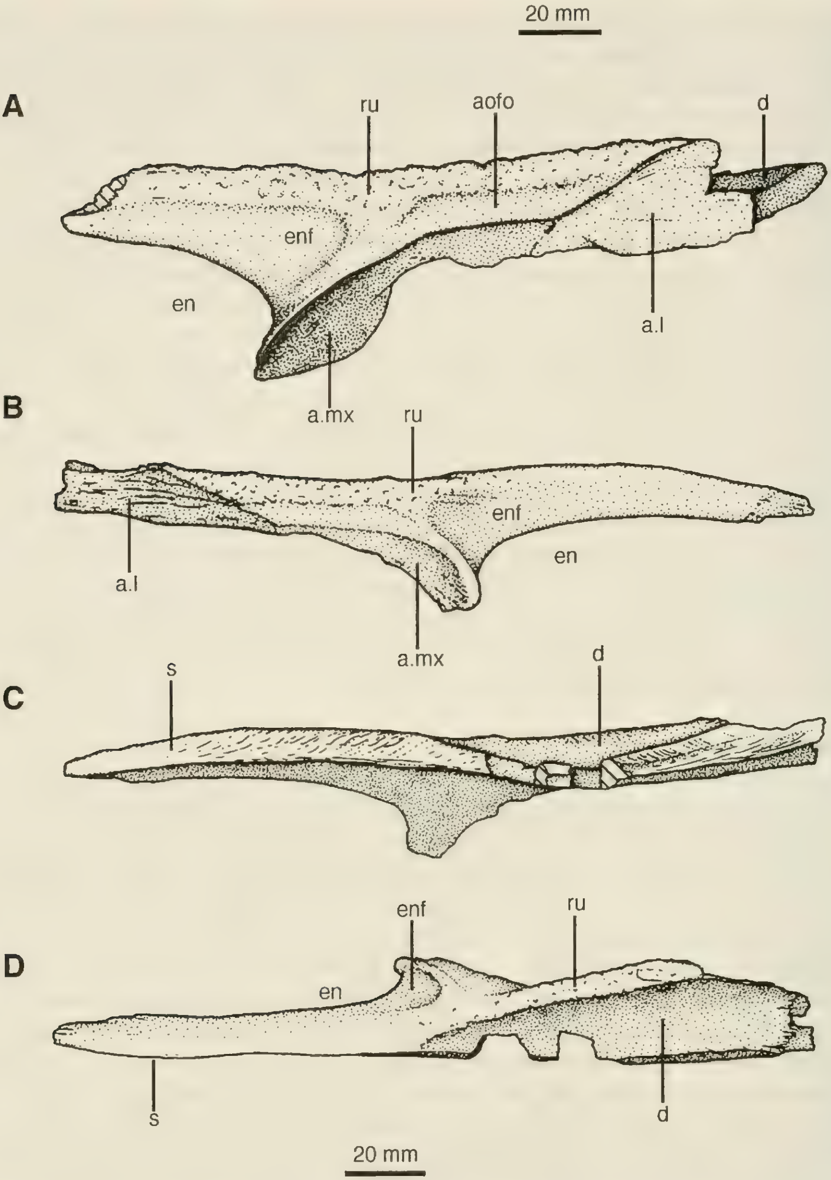


Fig. 6. A: incomplete left nasal of SMNS 52970 in lateral view. B-D: right nasal of SMNS 80260. B: lateral; C: medial; C: dorsal views.

ridge on the ascending maxillary process. This nasal ridge divides a smooth narial fossa, anteriorly, from the dorsal limit of the antorbital fossa, posteriorly. Posterolaterally, the nasal bears a broad facet for the anterodorsal part of the lacrimal, and this is confluent with the posterior part of the facet for the maxillary ascending process. Posteromedially, the ridged and grooved ventral surface of the nasal is underlapped by the frontal. Posterolateral to this, the tapered end of the nasal articulates with a narrow zone along the ventral surface of the frontal-prefrontal commissure.

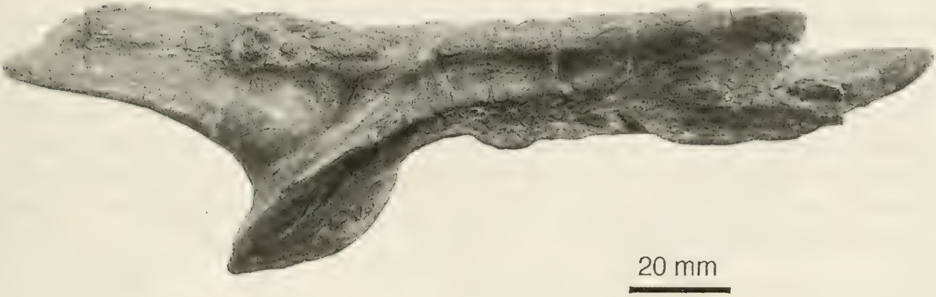


Fig. 7. Incomplete left nasal of SMNS 52970 in lateral view.

Lacrimal (Fig. 8)

Both lacrimals are preserved in the holotype, but they are known only from the crushed remains of the vertical rami. Most of the morphological details of the lacrimal can be described from the right side of SMNS 80260, even though it is incomplete, in two parts, and not entirely distinct from the prefrontal. The element as a whole consists of a broad, inverted L- to V-shaped, thin, laterally-compressed lamella with thickened posterodorsal and lateral ridges. Dorsolaterally, there is a thickened, rugose ridge that extends back from that on the nasal – it continues to define the dorsal border of the antorbital fossa and the lateral border of the depression on the centre of the dorsal surface of the skull roof. The posterodorsal part of the antorbital fossa covers a large area on the gently concave lateral surface of this lamellar part of the lacrimal.

The anterior ramus of the lacrimal bears a longitudinally-striated lateral facet for articulation with the medial surface of the ascending maxillary process. The anterior end of the lacrimal is therefore sandwiched between the nasal medially, and the maxilla laterally. The posterior border of the antorbital fossa is formed by a ridge that ex-

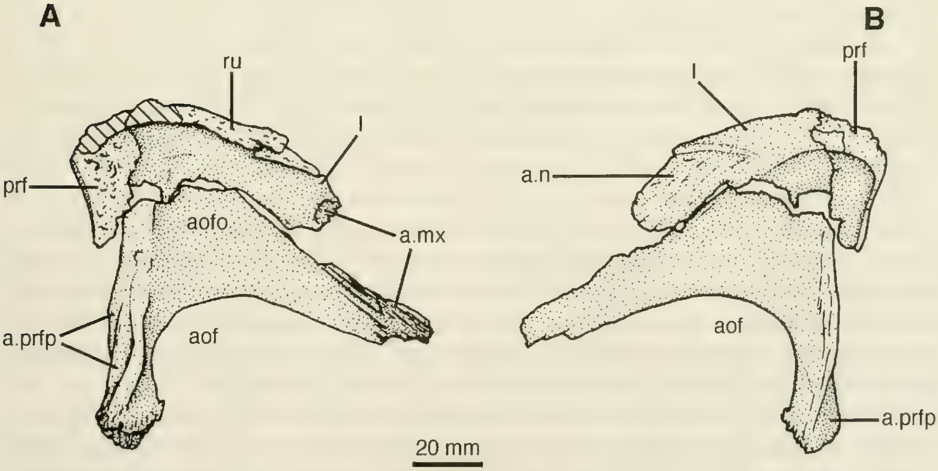


Fig. 8. Right lacrimal and partial prefrontal of SMNS 80260. A: lateral; B: medial views.

tends along the length of the descending ramus of the lacrimal. This ridge bears conspicuous striae aligned with its long axis, and it is interpreted here as being tightly overlapped, posterolaterally, by the descending ramus of the prefrontal with which it formed the preorbital bar. A lacrimal foramen and part of the nasolacrimal canal is perhaps represented by a matrix-filled channel along the interpreted lacrimal-prefrontal suture on the medial surface of the left side of SMNS 80260 (not figured). From the anterior margin of the orbit, this canal travels anteriorly and dorsally into the antorbital cavity.

Prefrontal (Figs. 8, 9)

The dorsal part of the prefrontal is known from the right and left sides of SMNS 80260. In the former example it is tightly sutured to the frontal (it is disarticulated and missing from the right and left frontals of SMNS 52970 respectively), and in the latter a small part is interpreted as being attached to the posterodorsal part of the lacrimal. The prefrontal bears a dorsolateral ridge that continues back from the similar ridge on the nasal and lacrimal. On the dorsal surface of the prefrontal, the posterior end of this ridge curves around medially to define a posterolateral limit to the dorsal depression on the anterior part of the skull roof. The prefrontal contacts the frontal (posteriorly and medially), the nasal (anteromedially) and the lacrimal (anterolaterally). The descending pillar arises from the centre of the ventral surface of the dorsal part of the element (Fig. 9A).

The ventral ramus of the prefrontal of *B. kupferzellensis* is incompletely known, but the form of the lacrimal (Fig. 8) suggests that it would have wrapped around the posterior edge of the ventral ramus of the lacrimal, excluding the latter from the orbit. The prefrontal and lacrimal would have continued ventrally to contact the maxilla (see above) and jugal.

Frontal (Figs. 9, 10)

The thick, short and broad frontal is known from both sides of the holotype, and the left side of SMNS 80260. A deep and transversely narrow dorsal ridge extends along the full length of the medial margin of the frontal. The articulated frontals therefore form a deep symphysis (Fig. 10A) and a pronounced sagittal crest on the dorsal surface of the skull roof. Anteriorly, this crest subdivides longitudinally the posterior end of the depression that extends back from the nasals (Fig. 2). The whole of the dorsal surface of each frontal (Fig. 9C, D) exhibits a distinctive topography, characterized by three main depressions. Firstly, there is the central depression that extends back from the nasals. The posterior margin of this depression is formed by a thickened area that is confluent with the posteromedially-curving ridge on the dorsolateral surface of the prefrontal. A second depression is positioned laterally, bordering the frontal contribution to the dorsal border of the orbit. The final depression on the dorsal surface of the frontal lies posteromedially, positioned between the sagittal crest and the borders to the other two depressions. A small and almost circular concavity lies within the posteromedial part of this depression – deep on the left side of SMNS 52970, but less obvious in the other preserved examples.

The frontal articulates with the postfrontal (posterolaterally), postorbital (posteriorly), and the parietal (posteromedially), with all three of these elements both under- and overlapping the thin rear edge of the frontal in a series of tongue-in-groove joints. The ventral surface of the frontal (Fig. 9A), though mostly featureless,

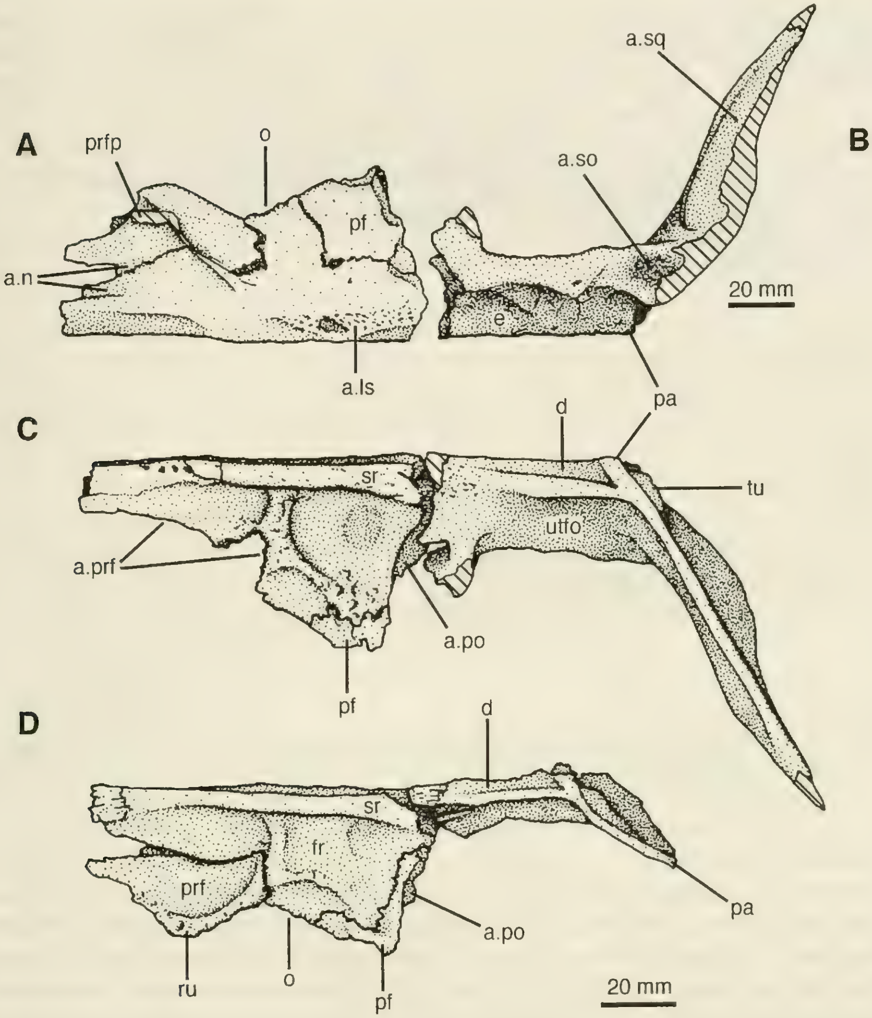


Fig. 9. A: left prefrontal, frontal, and postfrontal of SMNS 80260 in ventral view; B: left parietal of SMNS 52970 in ventral view; C: left frontal, postfrontal, and parietal of SMNS 52970 in dorsal view; D: left prefrontal, frontal, postfrontal, and partial parietal of SMNS 80260 in dorsal view.

bears two long and narrow depressions close to the medial margin. The more posterior depression extends from the posterior edge of the frontal to a point approximately level with the anterior end of the frontal contribution to the orbit. Its surface is roughened, and it is interpreted as an area that articulated with the dorsal edge of what was probably an elongate anterior laterosphenoid process. The anterior depression, separated by a short distance from the posterior one, extends to the anterior limit of the frontal, is smooth, and is interpreted as indicating the position of the olfactory tract.

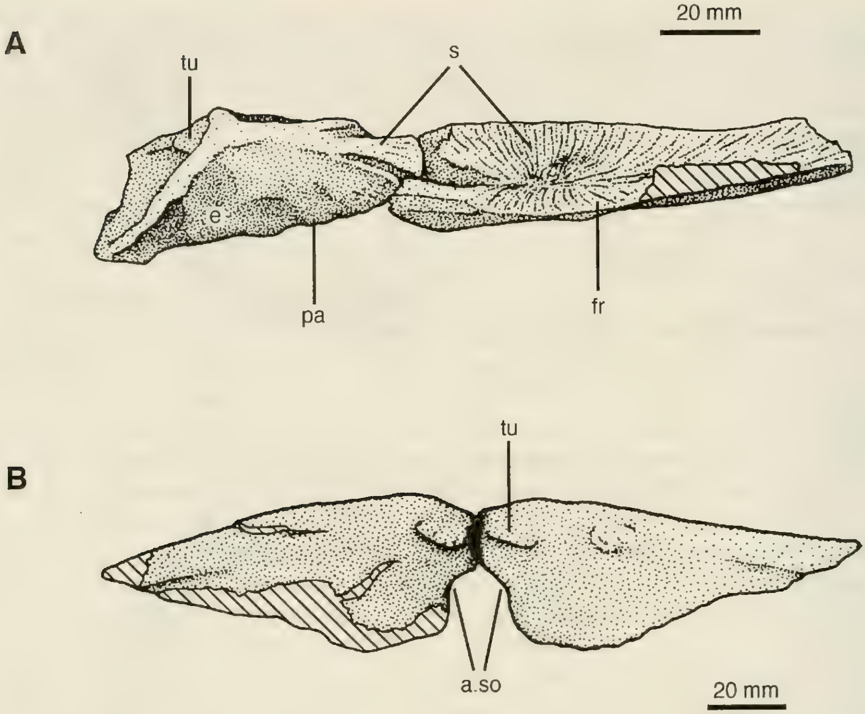


Fig. 10. A: left partial parietal and frontal of SMNS 80260 in medial view; B: left and right parietal of SMNS 52970 in posterior view.

Postfrontal (Fig. 9)

Although postfrontals are absent in some crown-group archosaurs, they are clearly present in *B. kupferzellensis*. Knowledge of the morphology of the prefrontal comes only from incomplete portions preserved in articulation with part of the left side of the skull roofs of SMNS 52970 and 80260. In dorsal view, these fragments are seen only as thin strips, but they can be seen ventrally to underlap the posterolateral corner of the frontals fairly extensively. As well as articulating with the frontal, the postfrontal is also tightly bound, posterolaterally, to the postorbital. There was apparently no contact between postfrontal and parietal.

Parietal (Figs. 9, 10)

Both parietals are virtually complete in SMNS 52970, and further examples are known from the heavily crushed occiput SMNS 80261, and incomplete anterior portions from both sides of SMNS 80260. The anterior portions of the paired parietals together form only a narrow central platform between the upper temporal fenestrae. The laterally-expanded anterior limit of each parietal is bifurcated – a medial part overlaps the posterior edge of the frontal, and a lateral part underlaps the frontal and is overlapped by the medial limit of the postorbital.

The parietals form a raised medial area that is continuous with the sagittal crest on the frontals. Anteriorly, this is quite low relative to the level of the surrounding bone, but posteriorly it becomes more strongly defined. The central part of this raised area holds a shallow, unpierced depression. This superficially resembles the pineal fossa seen in some non-crown-group archosaurs (Parrish 1992; pers. obs.), but differs in being shallower, in shallowing out anteriorly rather than posteriorly, and in not extending onto the frontal.

The occipital (also transverse or posteroventral) process of the parietal is long, slender, triangular, and anterolaterally-posteromedially compressed. It extends at an angle of approximately 120–130° from the midline in SMNS 52970. The posterior surface of each occipital process exhibits a posterior tubercle in its dorsomedial corner, close to where the opposite parietals meet above the supraoccipital. Similar protuberances occur in *Erythrosuchus africanus* (pers. obs.).

The medial edge of the occipital process, below the midline contact with the opposite parietal, bears a concavity that articulates with the dorsolateral area of the supraoccipital (to be described with the braincase). There is a further concavity immediately ventrolateral to this depression that articulates with the dorsomedial edge of the paroccipital process of the braincase. The posttemporal fenestra was, at most, a narrow gap between the ventral edge of the occipital parietal process and the dorsal edge of the paroccipital process. The anterolateral surface of each occipital process carries a large and well-defined, semi-circular depression with a transverse ridge lying within it. This area articulates with the posterodorsal surface of the occipital process of the squamosal, with the two elements closing the posterior border of the upper temporal fenestra.

Postorbital (Fig. 11)

The morphology of the postorbital is known from both elements in SMNS 52970 and the right element of SMNS 80260. The element consists of a thick, horizontally-aligned dorsal region, from which a slender, subvertical ventral process descends. Anteriorly, the dorsal part interlocks with the posterior edge of the frontal, the posterolateral part of the postfrontal, and the anterolateral edge of the parietal. In medial view, the dorsal part of the postorbital is gently sinusoidal, with a shallow anterior depression, and a dorsally-arching process that extends back to meet the squamosal. The posteromedial corner of the dorsal surface of the postorbital bears an oblique, depressed facet that is overlain by the anterior process of the squamosal which also wraps a short distance around the medial/ventromedial edge of this part of the postorbital (see below). The lateral edge of the dorsal part of the postorbital is thickened and rugose, bearing a resemblance to the dorsolateral skull ridge anterior to the orbit. This thickened dorsolateral edge overhangs the descending process of the postorbital and a cavity at the upper end of the lateral temporal fenestra.

The slender ventral process descends from the anterior half of the dorsal part of the postorbital to form the postorbital bar with the ascending process of the jugal. The anterior edge of the ventral process of the postorbital is rather angularly-sinusoidal in lateral view – descending ventrally at first, then anteroventrally, and again ventrally at its distal tip. This gives the postorbital bar the kinked or stepped appearance that has been recorded in several other rauisuchians (e.g. *Saurosuchus galilei*, Sill 1974; *Heptasuchus clarki* Dawley *et al.* 1979), and employed occasionally as a phylogenetic character (e.g. Benton & Clark 1988; Juul 1994). The resulting keyhole-shaped orbit might represent a partially bony separation of the orbit into an upper, eye-bearing part and a lower part.

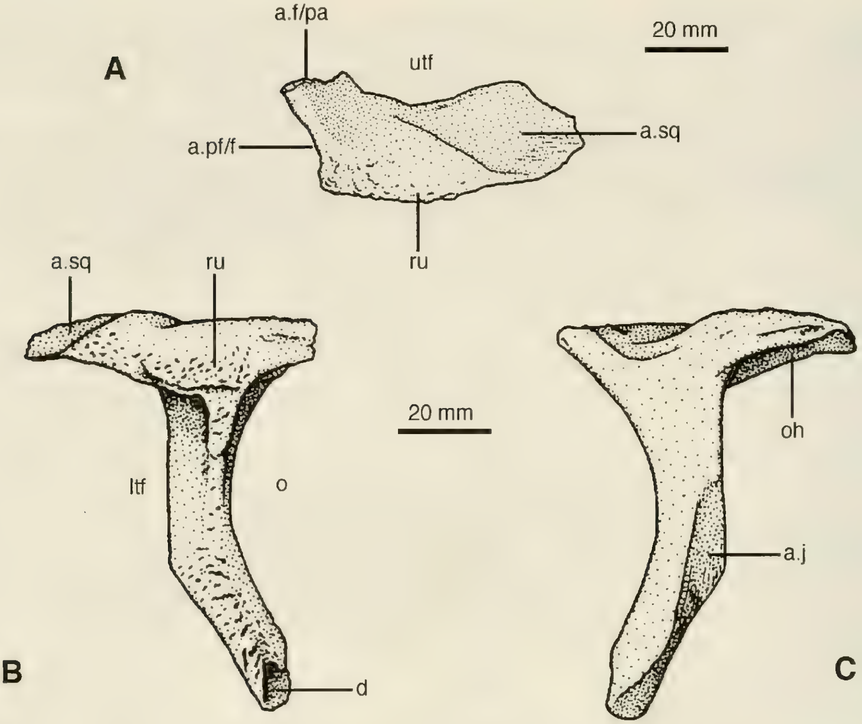


Fig. 11. A: left postorbital of SMNS 52970 in dorsal view (anterior to the left); B: right postorbital of SMNS 80260 in lateral view; C: right postorbital of SMNS 80260 in medial view.

A facet occupies much of the posteromedial edge of the descending process of the postorbital and indicates that contact was maintained with the ascending process of the jugal along almost the entire length of the postorbital bar. A distinctive concavity is positioned on the lateral surface of the ventral tip of the postorbital that has not apparently been recorded in other crurotarsan archosaurs. The lateral edge of the ventral process is lightly rugose.

Squamosal (Fig. 12)

The squamosal is a complex element known from the left and right sides of SMNS 52970, SMNS 80260, and SMNS 80261. The element can be perceived as being composed of four rami that project approximately anteriorly, posteriorly, medially, and ventrally. The anterior ramus forms, in articulation with the posterior process of the postorbital, the bar that divides the lower and upper temporal. Although this bar in *B. kupferzellensis* bears a superficial resemblance to that of crocodylomorphs, in being broader than tall, it differs clearly in that the postorbital is overlapped dorsally by the squamosal, as opposed to the condition in sphenosuchian crocodylomorphs (SERENO & WILD 1992: 446). This articulation in *B. kupferzellensis* is slightly more complex than a simple overlapping contact because a small part of the posteromedial edge of the postorbital is also underlapped by the squamosal, so that it lies in a notch that has a much deeper dorsal than ventral wall. This articulation is construc-

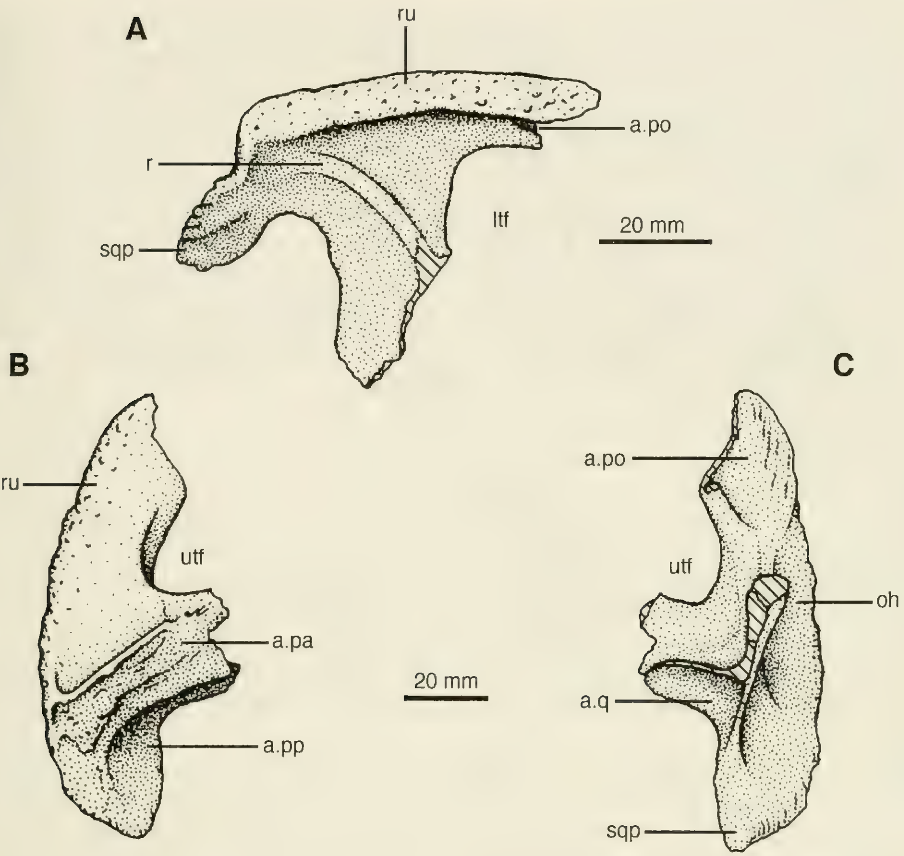


Fig. 12. A: right squamosal of SMNS 80260 in dorsal view; B: left squamosal of SMNS 52970 in lateral view; C: left squamosal of SMNS 52970 in ventral view. Anterior is to the top of the figure in B and C.

tionally similar to that of earlier archosaurs such as proterosuchids and erythrosuchids, in which the postorbital slots into a well-defined lateral squamosal notch (e.g. Parrish 1992; Gower & Sennikov 1997; pers. obs. of *Erythrosuchus africanus*), but it differs in the presence of an overhanging dorsolateral brow formed by the postorbital-squamosal bar. The anterior tip of the squamosal of *Sphenosuchus acutus* (Walker 1990: 18) is bifurcated, so the postorbital-squamosal articulation in sphenosuchian crocodylomorphs might also be more complicated than a simple overlap.

As with the postorbital-squamosal bar as a whole, the anterior process of the squamosal is low and broad, and the whole of its lateral edge is thickened and rugose. This edge resembles that of the postorbital, in that it forms a strong overhang, and its ventrolateral surface harbours a concavity at the dorsal end of the lateral temporal fenestra. Similar lateral overhanging of the quadrate head and lateral temporal fenestra by the squamosal is also seen in other suchians including *Postosuchus kirkpatricki*, *Gracilisuchus stipanicicorum*, and crocodylomorphs (e.g. Benton & Clark 1988; Walker 1990; Sereno & Wild 1992).

The posterior ramus of the squamosal forms a short, free-standing projection. Ventromedially, it harbours a smooth concavity that articulates with the head of the quadrate. The descending ramus of the squamosal is incomplete in all preserved examples, so that its ventral extent is currently unknown. Its posterior edge contacted the anterodorsal edge of the quadrate, and its ventral limit would probably have contacted the quadratojugal. This ramus is laterally compressed and is for the most part flat and fairly featureless, except for a distinctive lateral ridge that extends from below the dorsolateral brow of the squamosal, where the anterior and posterior rami merge, to the posterodorsal border of the lateral temporal fenestra. In the skull of UFRGS PVT 0156 referred to *Prestosuchus chiniquensis* by BARBERENA (1978) the squamosal bears a similar ridge that extends onto a small anterior projection that interupts the posterior border of the lower temporal fenestra. The possible presence of a comparable squamosal process in *B. kupferzellensis* can not currently be ascertained because the relevant area is not preserved in any of the SMNS specimens.

The medial ramus of the squamosal is strongly developed and extends a considerable distance medially in contact with the facet on the anterior surface of the occipital process of the parietal. The dorsal edge of the medial ramus bears a strong ridge that is confluent with the thin dorsal edge of the occipital process of the parietal. The area immediately in front of this ridge is broad and dorsoventrally compressed, so that it forms a fossa bordering the posterolateral margin of the upper temporal fenestra. The area behind the ridge forms a subvertical face that bears transverse ridges and depressions for articulation with the anterolateral surface of the paroccipital process. This articulatory surface extends laterally onto the medial edge of the posterior squamosal ramus. A medially-opening foramen is positioned on the occipital surface of the squamosal (not seen in Fig. 12), between the facets for articulation with the occipital process of the parietal and with the paroccipital process of the braincase. This is clearly seen on the squamosals of both SMNS 52970 and 80260, where it is interpreted as perhaps opening into the lateral end of the small posttemporal fenestra.

Jugal (Fig. 13)

The strongly triradiate jugal is known from three incomplete examples – from both sides of SMNS 52970 and the left side of SMNS 80260. The posterior process is the most robust and longest of the three, it tapers to a blunt point, and it has fairly straight dorsal and ventral margins. The medial surface of this ramus bears a striated facet for articulation with the lateral surface of the anterior process of the quadratojugal. In transverse section, the posterior process is medially concave and laterally convex. The lateral surface bears a number of nutrient foramina set within two parallel, longitudinal grooves.

The upturned anterior process of the jugal articulates with the posterodorsal edge of the maxilla and it forms the anteroventral border of the orbit. A horizontal shelf on its lateral surface overlies a longitudinally-striated facet that locks into the slot in the maxilla described above. A depressed area lies between this shelf and the anteroventral border of the orbit. The left jugal of SMNS 80260 (Fig. 13D) shows a small, lightly-striated dorsal area on the medial surface of the anterior jugal process that possibly articulated with the lateral surface of the ventral tip of the preorbital bar (lacrimal/prefrontal). Details of the contacts between elements in this region are not entirely clear.

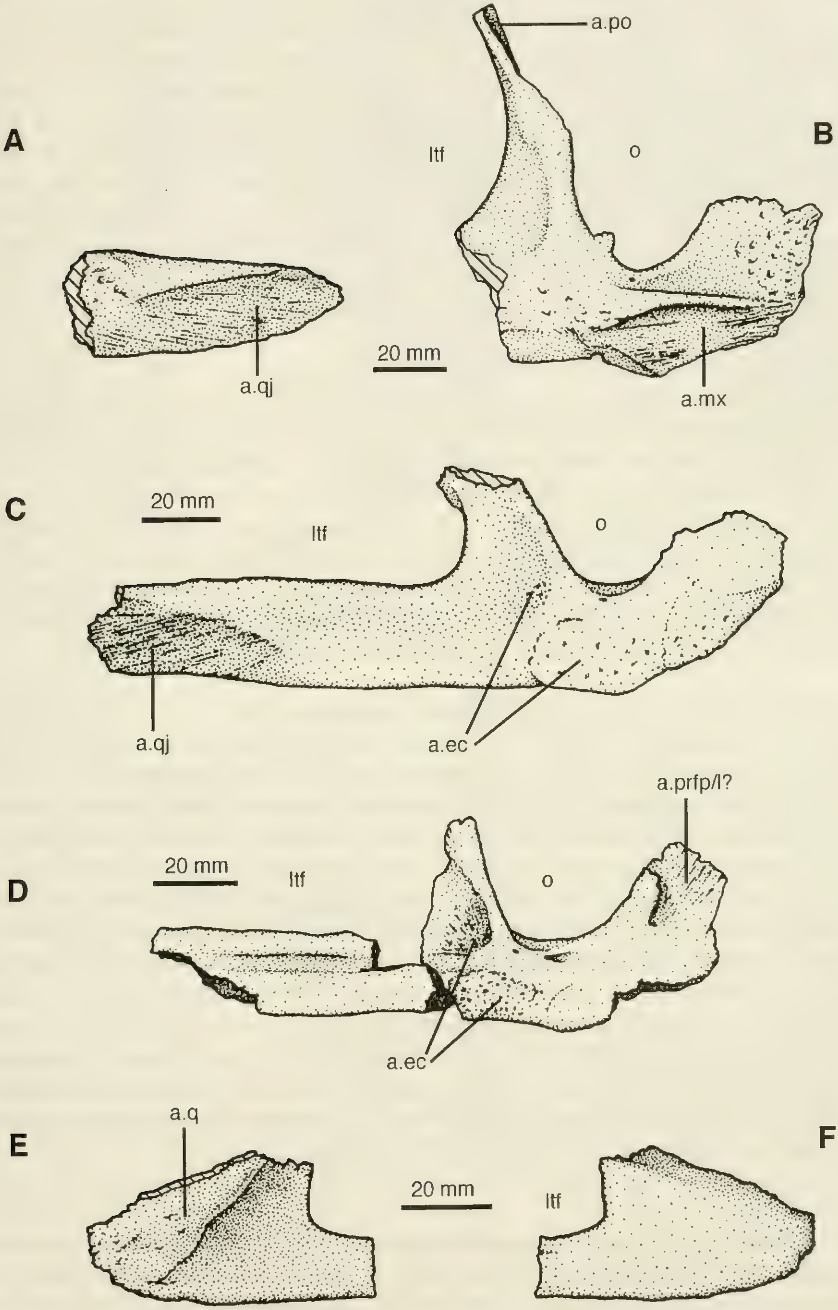

A
B
a.po
ltf
o
a.qj
20 mm
a.mx
C
20 mm
ltf
o
a.qj
a.ec
D
a.prfp/l?
20 mm
ltf
o
a.ec
E
F
a.q
20 mm
ltf

Fig. 13. A: medial view of posterior end of right jugal of SMNS 52970; B: lateral view of anterior end of right jugal of SMNS 52970; C: left jugal of SMNS 52970 in medial view; D: left squamosal of SMNS 80260 in medial view; E: left quadratojugal of SMNS 80260 in medial view; F: same in lateral view.

The whole length of the anterior surface of the ascending process of the jugal bears a facet for articulation with the ventral process of the postorbital. The jugal process is narrow dorsally and it fits into a concave facet on the posterior edge of the ventral process of the postorbital. Further ventrally, the ascending process of the jugal is expanded transversely, and its concave anterior surface accepts the whole transverse width of the ventral tip of the postorbital. Medially, where the ascending and anterior processes of the jugal merge, two lightly pitted surfaces are interpreted as facets for the ectopterygoid. The larger of these areas lies along the ventral edge of the jugal, and it extends forwards to a point directly below the ventral limit of the orbit. The second facet lies a short distance above and behind this, just behind the thickened anterior edge of the base of the ascending process.

Quadratojugal (Figs. 13E, F, 17)

The quadratojugal is known only from the equally incomplete left examples of SMNS 52970 and SMNS 80260. Both examples preserve the angled part of the quadratojugal that forms the posteroventral corner of the lateral temporal fenestra. Although the anterior ramus of the quadratojugal is incomplete, knowledge of its extent comes from the medial surface of the posterior process of the jugal, by which it was overlapped laterally. The medial edge of the ascending quadratojugal ramus articulated with the lateral edge of the quadrate, and must have formed the lateral border to the quadrate foramen, but its dorsal extent and the nature of its probable articulation with the ventral process of the squamosal are currently unknown.

5.3. Palatal complex

Vomer

While no vomers have been identified among the preserved material, their presence in life can be deduced from the form of the preserved parts of other anterior palatal elements. The premaxillary and maxillary palatal processes meet along the midline, but make a short and anteriorly restricted contribution to the palate as a whole. There is a long gap between the posterior edge of the maxillary palatal process and the articulatory surface for the palatine on the medial wall of the maxilla, this gap representing the lateral border of the choana. The presence of well-defined, anteriorly-tapering facets on the ventral surface of the maxillary palatal processes, and the preserved form and position of the palatine, together suggest that the vomers were long, narrow elements that met along the midline and separated the anteromedial edges of the two choanae. The available evidence therefore indicates that the ventral view of the anterior part of the palate in *B. kupferzellensis* resembled that restored for *Saurosuchus galilei* by SILL (1974: fig. 4).

Palatine (Fig. 14A, B)

The palatine of *B. kupferzellensis* is known from the almost complete left and right examples of SMNS 80260. It is an approximately oval-shaped element and, for the most part, is flat and plate-like. Much of its lateral edge forms an expanded facet for articulation with a shallow depression on the medial surface of the maxilla. Contrary to the situation in e.g. *Sphenosuchus acutus* (WALKER 1990), the palatine of *B. kupferzellensis* is not strongly waisted between the facet for articulation with the maxilla and the main body of the element – so that the region between the choana and suborbital fenestra is long relative to the length of the palatine. The anterior and

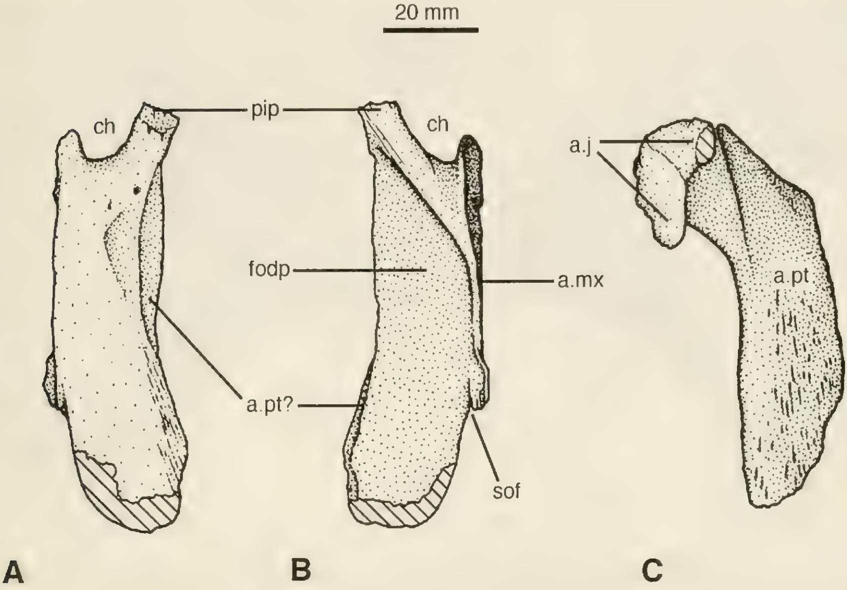


Fig. 14. A-B: right palatine of SMNS 80260. A: ventral; B: dorsal views. C: left ectopterygoid of SMNS 80260 in dorsal view. Anterior is to the top of the figure.

posterior limits of the facet for articulation with the maxilla mark the posterolateral edge of the choana, and the anterolateral edge of the suborbital fenestra, respectively. The medial border of the choana is formed by a thickened anterior process of the palatine, the pila postchoanalis of WITMER (1997). This process is incomplete in both examples. The dorsal surface of the palatine posterior to the pila postchoanalis bears an extensive fossa for attachment of the dorsal pterygoideus muscle (see WITMER 1997). The ventral surface is generally flat, except for a very shallow, triangular, anteromedial depression. The posterior edge of the palatine is unknown, but the thin medial edge would have probably articulated with the anterolateral edge of the pterygoid.

Pterygoid (Fig. 15)

No complete pterygoid is known, but the following description is based on extensive fragments from at least two of the smaller Kupferzell individuals – from both sides of SMNS 80260 and the right side of SMNS 80344. The element is strongly triradiate and generally similar in overall form to the pterygoid morphology of a wide range of basal archosaurs.

Much of the lateral edge of the thin posteroventral ramus bears a cleft in its lateral edge for the ectopterygoid. The quadrate ramus of the pterygoid is strongly expanded. The anterior ramus is long, with a thickened dorsal edge, proximomedially. Anteriorly, this anterior ramus has a broad, obtusely-angled, V-shaped cross-section. At the anterior-most known part of the pterygoid, the vertically-aligned dorsal limb of this V is reduced in height and grooved dorsally. The function of this dorsal groove is unclear, but it is possible that it served as an attachment point for the interorbital/internasal septum or that, in part, the posterior end of the vomer interlocked

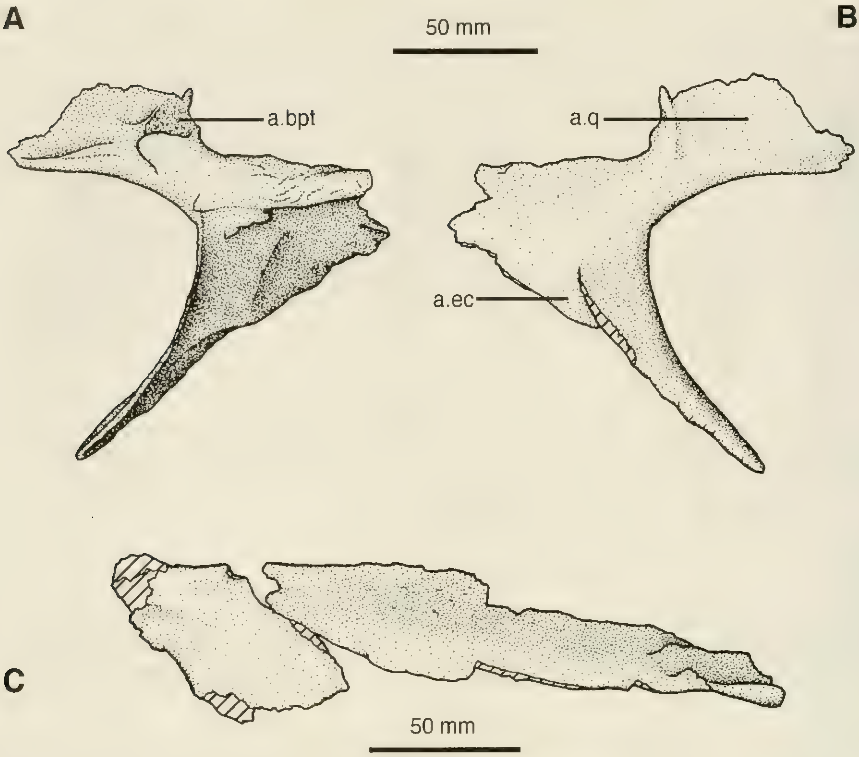


Fig. 15. A-B: posterior portion of left pterygoid of SMNS 80260. A: medial; B: lateral views. C: anterior ramus of right pterygoid of SMNS 80344 in lateral view.

with it. The preserved anterior fragments of this process from the left and right of SMNS 80260 fit together via a simple low ridge (left side) in shallow groove (right side) joint, indicating that these elements both belong to the same individual and that an interpterygoid vacuity was absent at least anteriorly. The ventrolaterally-projecting limb of the V-shaped cross-section must have articulated with the medial edge of the palatine, but this area is not preserved in any example.

The basal articulation is similar to that of many basal archosaurs, in consisting of a simple facet on the medial wall of the base of the quadrate ramus, and an opposing medial projection that hooks around onto the medial surface of the basipterygoid process of the basiparasphenoid.

Quadrate (Figs. 16, 17)

The morphology of the quadrate is known well from the essentially complete left and right examples of both SMNS 52970 and 80260. A rounded dorsal head fits into the smooth concavity on the ventral surface of the squamosal. A strong posterior ridge extends along the main axis of the quadrate. Lateral to this lies a thin, narrow wing that contacts the posterior edge of the descending ramus of the squamosal. The lateral edge of the quadrate is punctuated, about halfway down, by the medial half of a large quadrate foramen. Below this, the posterolateral edge of the quadrate bears a well defined facet for articulation with the medial edge of the quadratojugal. The

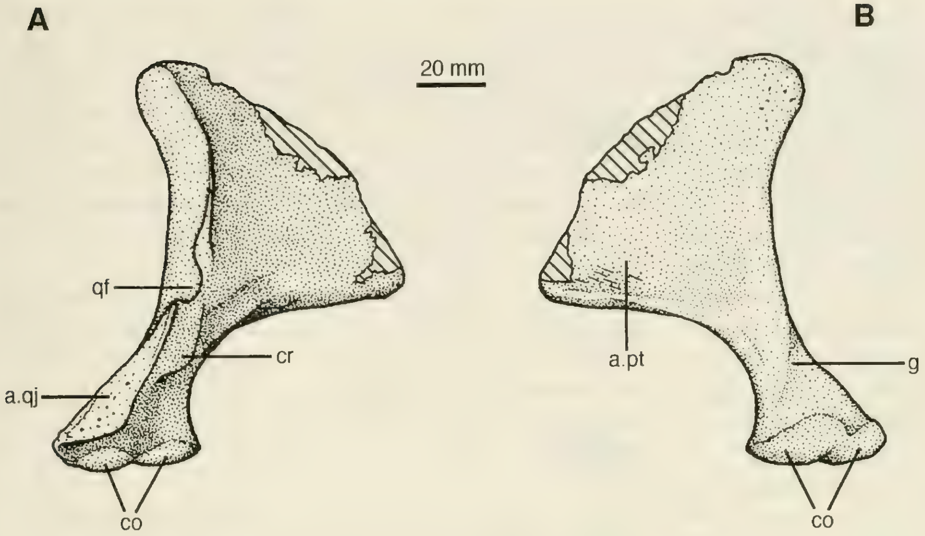

A
B
20 mm
qf
cr
a.qj
co
a.pt
g
co

Fig. 16. Right quadrate of SMNS 80260. A: lateral; B: medial views.

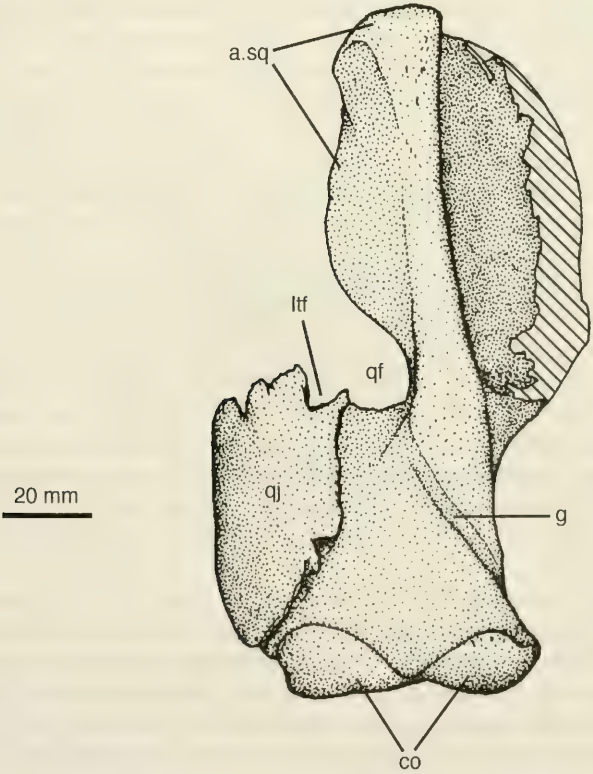

a.sq
ltf
qf
qj
20 mm
g
co

Fig. 17. Left quadrate and quadratojugal of SMNS 52970 in posterior view.

condyle for articulation with the mandible is formed entirely by the quadrate, and it projects clear, ventrally, of the quadratojugal. A posteroventral notch partially separates the condyle into two parts. A shallow but well-defined groove, preserved in all examples, is seen on the posterior surface of the distal end of the quadrate, extending from near the medial border of the quadrate foramen to just above the posterolateral edge of the condyle. In its position and course it resembles the lower part of the faint impression (fainter than the well-defined groove in *B. kupferzellensis*) on the posterior surface of the quadrate of *Sphenosuchus acutus* that was interpreted by WALKER (1990: 30, fig. 29f) as the attachment point of the tympanum.

The main feature of note on the anterior surface of the quadrate is the presence of a well-defined ridge that runs from the posteroventral end of the pterygoid ramus to just above the lateral half of the condyle. This is perhaps homologous with "crest B" described for Recent crocodilians by IORDANSKY (1964), and the similar ridge documented for *Sphenosuchus acutus* by WALKER (1990: 28).

Ectopterygoid (Fig. 14C)

The ectopterygoid of *B. kupferzellensis* is known from the nearly complete left-sided examples of SMNS 52970 and 80260. It is comparable in form with that of suchian archosaurs including *Postosuchus kirkpatricki* (CHATTERJEE 1985), *Ornithosuchus longidens* (WALKER 1964), and *Sphenosuchus acutus* (WALKER 1990), in having a small 'head' articulating with the jugal, and a long posterior process that has an extensive contact with the ventolateral edge of the pterygoid. The head is divided into two distinct facets separated by a groove. An equivalent of the possibly pneumatic cavity within the head of the ectopterygoid of *Sphenosuchus acutus* is absent in *B. kupferzellensis*.

Epipterygoid

The form of this element in *B. kupferzellensis* is currently unknown.

5.4. Mandible

Reconstructions of the mandible are presented in Fig. 18. The overall proportions of this reconstruction are fairly accurate, but uncertainty exists about sutural contacts. For the lateral view, this is chiefly in the central region – particularly the form of the posterior part of the dentary (see description below). The reconstruction of the medial surface is necessarily more speculative. The chief uncertainties here are the form of the coronoid, the anterior extent of the splenial, and the form and position of the contacts among the prearticular, splenial, and coronoid.

Dentary (Figs. 19, 21)

Although both dentaries of the holotype are known, the left dentary of SMNS 80260 is the best preserved example. In lateral view, the anterior end of the dentary is mildly expanded dorsoventrally, although this is less pronounced in the larger material. The lateral surface is liberally covered with nutrient foramina, most of which are conspicuously distributed in two approximately parallel longitudinal rows. Much of the medial surface of the dentary was covered by the splenial. The symphyseal region is restricted to a small and only very weakly differentiated anterior zone. The posterior part of the dentary is interpreted as possessing three tapering process-

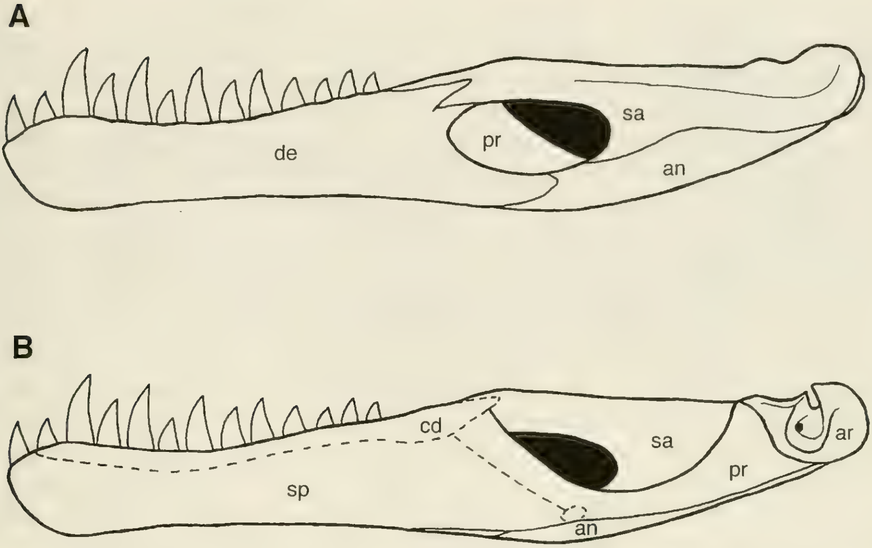


Fig. 18. Reconstructions (see text, section 5.4) of the mandible of *Batrachotomus kupferzellensis*. A: lateral; B: medial views. The text should be consulted for morphological data on individual elements, and it is recommended that this figure is not used as a primary source of phylogenetic data.

es, such as are seen in some of the earliest archosaurs (e.g. *Erythrosuchus africanus*, pers. obs.). This part of the dentary of *B. kupferzellensis* is not preserved in any of the known specimens, but evidence for the presence of three processes comes indirectly from anterolateral (Fig. 20A) and anteromedial (Fig. 20B) facets on the surangular and an anterolateral facet on the angular (Fig. 23A). The preserved dentaries indicate the presence of 11 or 12 mandibular teeth. As with the situation in the upper jaw, interdental plates would seem to be present, but how much they merged together into a single lingual lamella is not entirely clear.

Splenial (Fig. 19C)

The simple, plate-like splenial is best known from the right side of SMNS 80260, with some incomplete, currently unnumbered fragments possibly representing small parts of additional examples. The splenial forms most of the medial wall of the meckelian canal by covering much of the medial surface of the dentary. A narrow dorsal groove perhaps articulated with an elongate, slender coronoid (see below).

Coronoid

The form of the coronoid is unclear. There is apparently no direct evidence, and interpretation from the form of other lower jaw elements is inconclusive. It is possible that a long slender coronoid (as found in archosaur taxa including erythrosuchids, pers. obs., *Sphenosuchus acutus* and some mesosuchian crocodyliforms, Walker 1990, and perhaps *Chanaresuchus bonapartei*, Romer 1971b) could have been present, lying alongside the base of the interdental plates of the dentary and perhaps articulating with the narrow dorsal groove on the splenial. However, re-

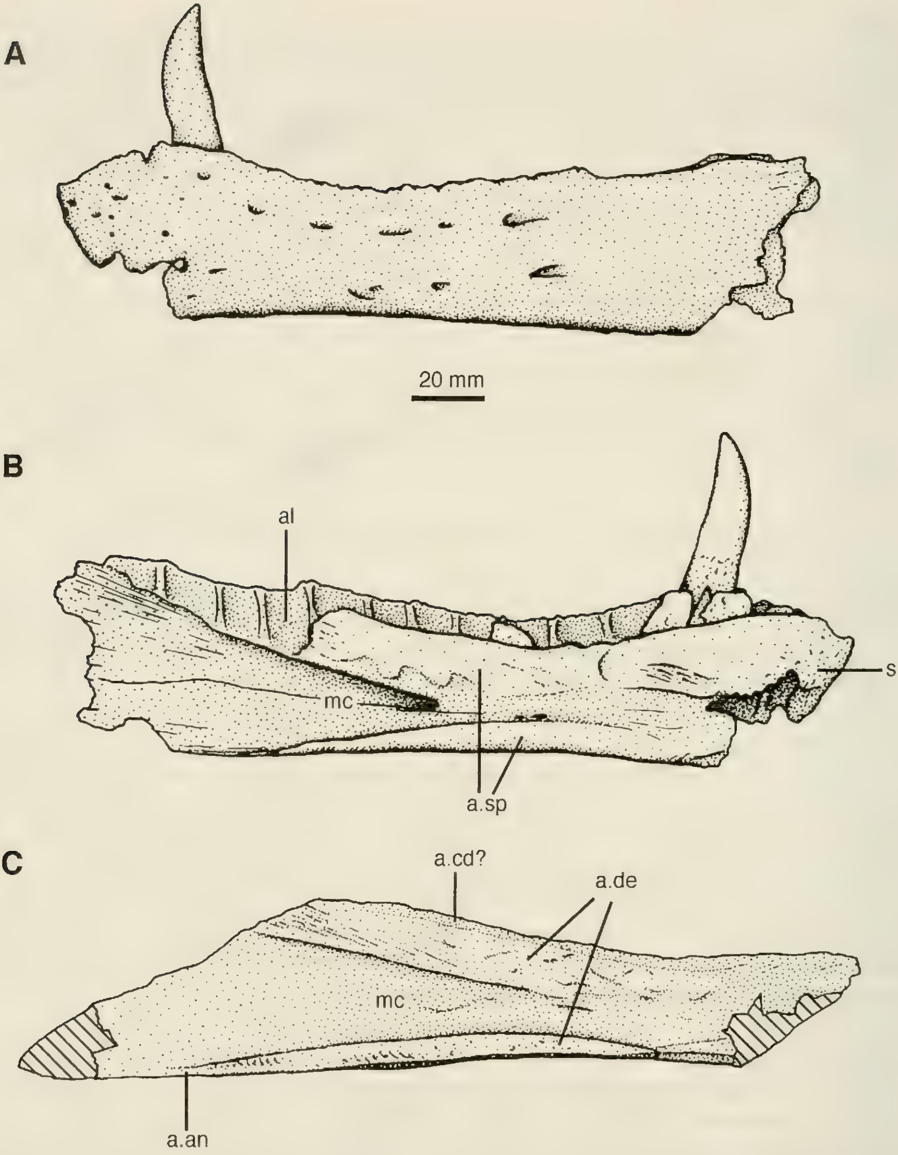


Fig. 19. A-B: left dentary of SMNS 80260. A: lateral; B: medial views. C: right splenial of SMNS 80260 in lateral view.

duced coronoids similar to those seen in extant crocodilians (e.g. IORDANSKY 1973) cannot be ruled out completely. Current specimen conservation (pers. obs. of TTU material) prevents confirmation that the coronoid in *Postosuchus kirkpatricki* was a foreshortened, crescentic element (CHATTERJEE 1985: fig. 8), rather than elongate and slender.

Surangular (Figs. 20, 21B)

The surangular is known from both the left and right sides of SMNS 52970 and SMNS 80260. Its basic construction is one widespread among 'thecodontians' – it is long, composed of a dorsal ridge plus a posteroventral plate, and it forms much of the border of the lateral mandibular fenestra. The posteroventral plate bears a lateral depression that articulated with the medial surface of the posterior part of the angular. The gently flexed dorsal ridge carries an anterolateral notch (Fig. 20A) for the reception of a tapering posterodorsal process of the dentary (by comparison with e.g. *Erythrosuchus africanus,* pers. obs.). The medial surface of the anterior part of the surangular (Fig. 20B) also resembles that of *Erythrosuchus africanus* (pers. obs.) in that it bears a depression that is interpreted as receiving the tapered end of a central dentary process that lay medial to the surangular. This second articulatory depression lies immediately under the overhang formed by the thickened dorsal ridge. The right surangular of SMNS 52970 (Fig. 20B) bears two additional, smaller notches in front of that just described. It is possible that at least one of these articulated with the posterior end of the coronoid.

The surangular foramen lies beneath the lateral underhang of the ridge at a point just anterior to the mandibular cotyle. The medial opening of this foramen lies at the base of a strong anteromedial plate, against the posterior surface of which the articular abuts. A low medial ridge extends anteromedially from the base of this plate. Laterally, the surangular contributes a small outer part of the cotyle for articulation with the quadrate, while further posteriorly it makes only a small contribution to the retroarticular portion of the mandible.

Articular (Figs. 20, 21B)

The firm articulation between the articular and the surangular is preserved in all known examples from Kupferzell. The medial surface of the articular, best preserved on the right example from SMNS 80260 (Fig. 20C), exhibits some distinctive features. A transverse, trough-like depression lies between the posterior border of the cotyle and a slightly hooked ascending process. The ascending process is laterally compressed and its dorsal surface was apparently not finished with a firm layer of compacta bone. The main bulk of the retroarticular region of the articular, posterolateral to this vertical process, has a simple, slightly concave upper surface. The transverse trough-like depression extends medially beyond the edge of the vertical process and onto the dorsal surface of a free-standing, tongue-like, dorsoventrally-compressed medial process of the articular. A large foramen pierces this medial process – it can be seen passing between two broken surfaces of the medial tongue of the right articular of SMNS 52970 in Fig. 20B. This very closely resembles the condition in *Postosuchus kirkpatricki* (Chatterjee 1985: fig. 8, 9b; pers. obs.), *Rauisuchus tiradentes* (Huene 1942: pl. 25, fig. 3b; pers. obs.), *Tikisuchus romeri* (pers. obs.), and *Fasolasuchus tenax* (Bonaparte 1981, fig. 6), although the process in the latter may not be pierced by a foramen. A tongue-like medial process is also seen in an undescribed right articular of *Stagonosuchus nyassicus* (pers. obs. of GPIT specimen), but the probably equivalent piercing foramen is in a more lateral position. Chatterjee (1985: 411) interpreted the foramen in *Postosuchus kirkpatricki* as transmitting the chorda tympani branch of the facial nerve, and this is followed here. An alternative to the hypothesis that the foramen piercing the medial process in *B. kupferzellensis* is for the chorda tympani, is that it is instead a pneumatic feature, perhaps indicating

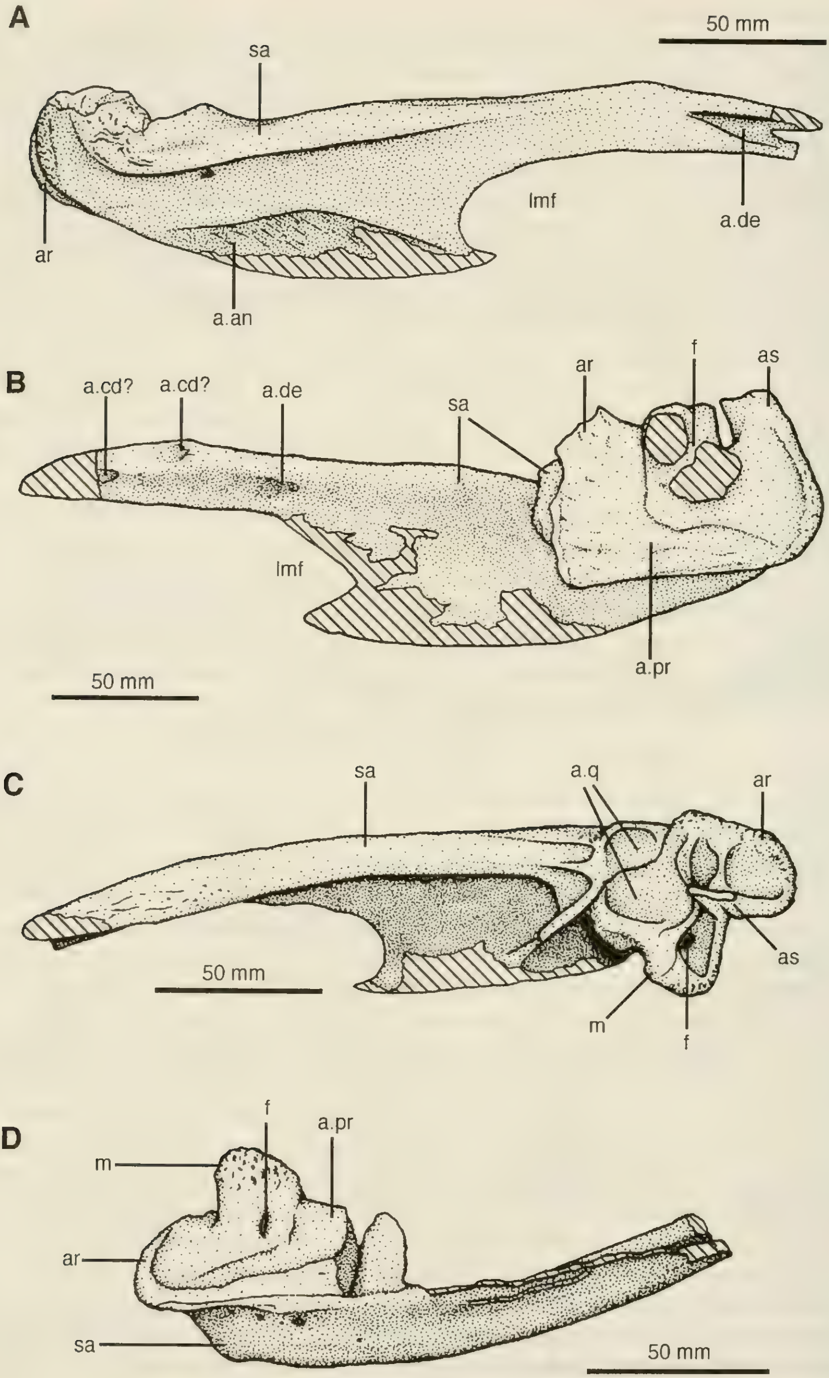

A
50 mm
sa
lmf
a.de
ar
a.an
B
a.cd?
a.cd?
a.de
sa
ar
f
as
lmf
a.pr
50 mm
C
sa
a.q
ar
50 mm
as
m
f
D
f
a.pr
m
ar
sa
50 mm

Fig. 20. Surangular and articular. A: lateral view of right ramus of SMNS 80260; B: medial view of right ramus of SMNS 52970; C: dorsomedial view of right ramus of SMNS 80260; D: ventral view of left ramus of SMNS 80260.

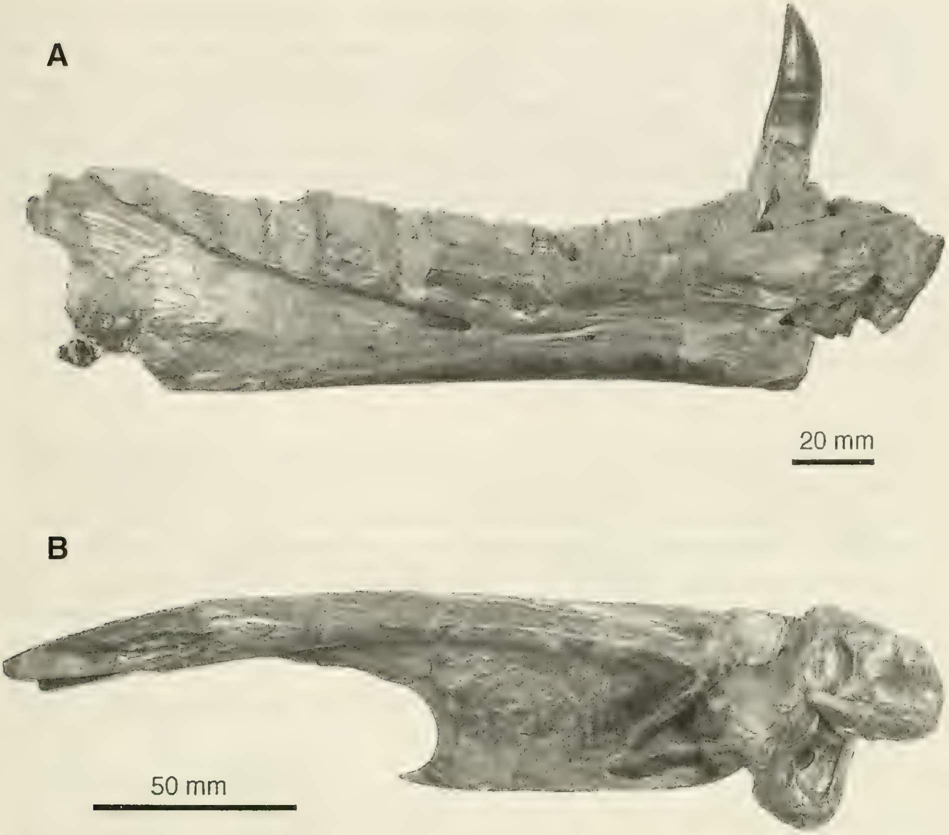


Fig. 21. A: left dentary of SMNS 80260 in medial view; B: right surangular and articular of SMNS 80260 in dorsomedial view.

the position of the siphonium (= the articular diverticulum of the tympanic cavity). Among crurotarsan archosaurs, such a feature has only been previously recorded among crocodylomorphs (e.g. Iordansky 1973, Walker 1990, Wu & Chatterjee 1993), where a foramen aërum opens into a pneumatic cavity. There are two points that weigh against a pneumatic interpretation for the foramen in *B. kupferzellensis*: (1) the foramen passes directly through the medial articular process rather than opening into a blind, potentially pneumatic cavity, and (2) an alternative path for the chorda tympani nerve cannot be positively identified in the preserved examples (see Witmer 1990: 367 for cautioning against confusing interpretations of the paths of the articular diverticulum and chorda tympani). Perhaps weighing against the chorda tympani interpretation favoured here is the large size of the foramen and its far medial position in comparison with other extinct and extant reptiles, inlcuding Recent crocodilians.

A vertical process, trough-like depression, and articular medial process pierced by a foramen (presumably for the chorda tympani) is also found among parasuchians e.g. *Nicrosaurus kapffi* (pers. obs. of BMNH 38036 and 42744), although the medial process is less prominent and more ventrally-projecting than in *B. kupferzellensis*.

In the early archosaur *Erythrosuchus africanus* (pers. obs. of BMNH R3592), there is a fairly robust medial projection, but the interpreted route of the chorda tympani nerve bypasses this. Some confusion might be introduced in the discussion of these medial and ascending processes of the retroarticular region of the articular through use of an indiscriminate terminology. For example, the medially-directed "retroarticular process" in *Stagonolepis* discussed by Wu & Chatterjee (1993: 84) is actually a medially-positioned, dorsally-projecting process (Walker 1961: fig 6) resembling (and possibly homologous with) the ascending process described in *B. kupferzellensis* above. The term "retroarticular process" is sufficient in the discussion of extant crocodilians – where the whole retroarticular region forms a relatively simple, single posterior process (Iordansky 1973) – but more precision is required where there are multiple distinct projections.

Prearticular (Fig. 22)

The prearticular is known from two incomplete examples (both lacking the anterior end), from the left side of SMNS 52970 and the right side of SMNS 80260, and it closely resembles that of e.g. *Postosuchus kirkpatricki* (Chatterjee 1985: fig. 9d). Its expanded posterior end articulates with the posteromedial surface of the articular. The posterior edge is similarly incomplete in both preserved examples. The strongly curved dorsal surface forms the lower margin of the adductor fossa. In transverse-section it is C-shaped, with a well-defined lateral groove for Meckel's car-

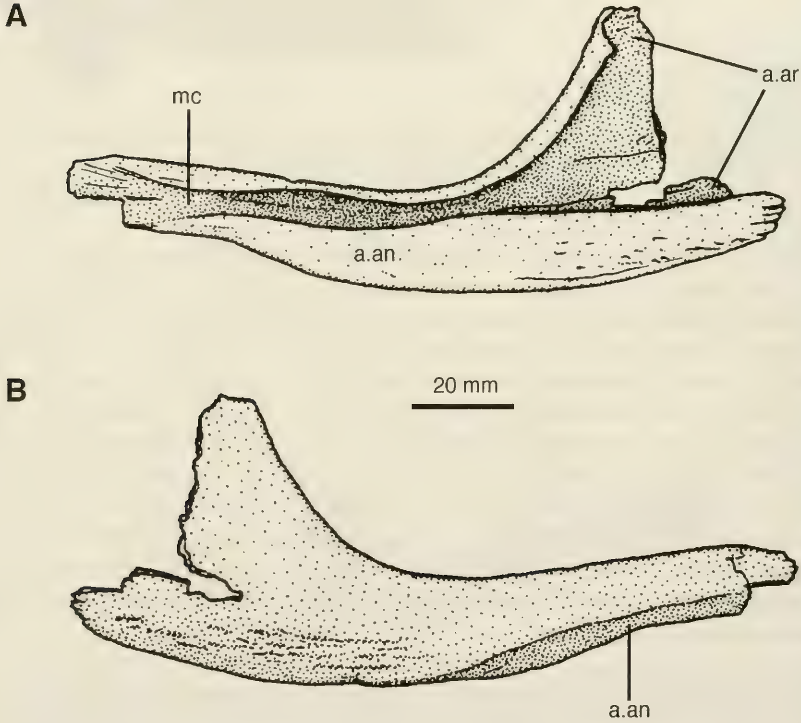


Fig. 22. Left prearticular of SMNS 80260. A: lateral; B: medial views.

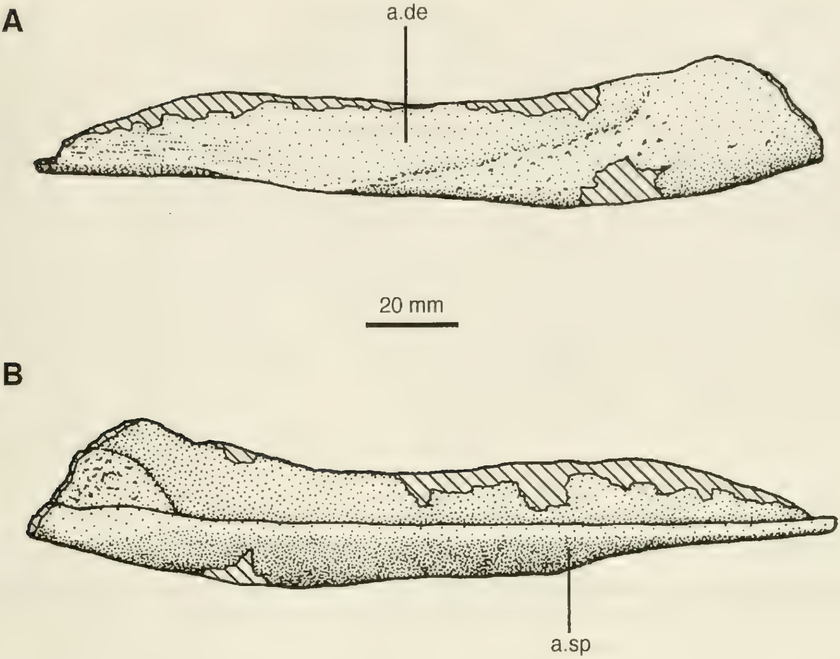


Fig. 23. Left angular of SMNS 80260. A: lateral; B: medial views.

tilage. The lower limb of the 'C' is broadened ventrally into an articulatory surface for the surangular and, further anteriorly, the angular. As preserved, there is no indication of the position or form of an inframeckelian foramen.

Angular (Fig. 23)

The angular is known from only a single, incomplete, and uncertainly identified example from the left side of SMNS 80260. As interpreted, only the slender, tapering anterior part is preserved. This bears a lateral depression for articulation with the lower part of the posterior end of the dentary. If this interpretation is correct, then the lower posterior process of the dentary probably extended back along the lower border of the lateral mandibular fenestra for a considerable distance. The proposed angular is L-shaped in transverse section and it possesses a medial surface for contact with the prearticular/splenial. The outline of the missing posterolateral surface can be deduced from the shape of the facet on the lateral surface of the surangular (Fig. 20A).

5.5. Dentition

The available material indicates that the premaxillae held four teeth each, the maxillae eleven, and the dentary eleven or twelve. The teeth are typical of carnivorous archosaurs in that they are laterally compressed, recurved, serrated along both edges, and have long roots that are held in clearly defined sockets. Most of the teeth are known from tens of isolated examples. The few that remain articulated with the jaw hint at a possible pattern of variation. Those associated with premaxillae are slender,

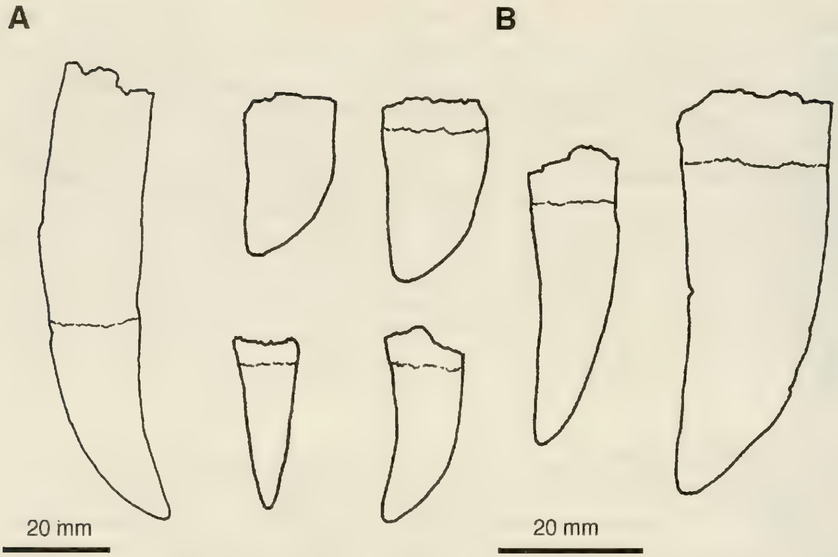


Fig. 24. Isolated teeth. A: SMNS 52970; B-F: six isolated specimens (SMNS unnumbered) from the 1977 excavation of the Kupferzell-Bauersbach locality.

those from the anterior part of the maxilla have a straight posterior edge and a strongly convex anterior edge (in lingual view), while those from the posterior part of the maxilla are similar, but more strongly convex anteriorly, and have shorter crowns.

Tens of isolated teeth from the 1977 Kupferzell excavation can be referred with confidence to *B. kupferzellensis* (on the basis of similar overall size and morphology, and the apparent absence of other archosaur taxa in the Kupferzell deposits) and these provide further evidence of variation in tooth morphology (a sample is outlined in Fig. 24), although it is not known which elements they were dislodged from. A full study of variation in serration denticle morphology and density among this material has not been undertaken. Some of the teeth, seen in lateral view, appear to have slightly expanded crown bases (Fig. 3, 19A), although compression during preservation means this is not absolutely certain in many cases. Teeth in which the base of the crowns are expanded, bulbous, or "lanceolate" (Colbert 1952), are found among certain sphenosuchian and crocodyliform crocodylomorphs (e.g. Parrish 1991, Sereno & Wild 1992). Tooth replacement appears to have occurred alternately in *B. kupferzellensis*, with the left and right upper tooth rows of SMNS 80260 clearly out of step with each other. The mode of replacement can be seen in some instances. The replacing tooth arises lingual to the mature one, and develops within a pit in the latter (Fig. 3B, 4B).

6. Discussion

6.1. Intraspecific variation

A detailed qualitative or quantitative analysis of osteological variation in *B. kupferzellensis* is not yet possible because of the limited number and incomplete preservation of known specimens. However, the two best-preserved skulls are of different sizes (estimated total lengths of approximately 400 and 500 mm) and they allow some hypotheses about ontogenetic variation to be formulated. The dorsolateral ridge along the edge of the nasal, lacrimal, postorbital, and squamosal is more rugose and pronounced in the larger material, and the ridges and depressions on the dorsal surface of the skull roof also appear to be more strongly defined. The jugal facets for articulation with the ectopterygoid are more clearly defined and have a more pitted surface in the smaller material. The anterior end of the dentary is more noticeably expanded (dorsoventrally) in the smaller material.

6.2. Soft tissues of the antorbital region

Witmer's (1995, 1997) recent studies of the evolution of the bony and soft tissues of the antorbital cavity of crown-group archosaurs have paved the way for an accurate consideration of soft-tissue presence and form in individual fossil archosaur taxa. Given the excellent preservation of the Kupferzell material, the generally rather incomplete preservation of other rauisuchians, and previous ignorance of the importance of pneumaticity, it seems worthwhile to consider here osteological evidence for the form of soft tissues in the antorbital region of the cranium of *Batrachotomus kupferzellensis*. This will be done with reference to osteological correlates of several soft-tissue structures found in the antorbital region of extant archosaurs: paranasal air sinuses; nasolacrimal duct; nasal gland; dorsal part of the pterygoideus muscle; maxillary nerve and accompanying vessels (Witmer 1995, 1997).

B. kupferzellensis has well-developed internal and external antorbital fenestrae, with the antorbital fossae extending onto the lateral surfaces of the maxillae, nasals, lacrimals, and jugals. There is no evidence that any of these elements were invaded by accessory pneumatic cavities. The course of the nasolacrimal duct is interpreted as being indicated by a matrix-filled channel within the lacrimal-prefrontal suture of the medial surface of the left side of SMNS 80260. From the anterior margin of the orbit, this channel passes anterodorsally into the antorbital cavity, but the position of its anterior opening is unclear. Osteological correlates of the nasal gland of archosaurs are less obvious (Witmer 1997: 11), but evidence for the presence and position of this soft-tissue structure in *B. kupferzellensis* is perhaps indicated by the narrow recess on the ventral surface of the nasals, lateral to the midline thickening at the symphysis (Fig. 6C). The large dorsal fossa on the palatine (Fig. 14B) can be interpreted confidently as a site of attachment for the dorsal part of the pterygoideus muscle. This fossa belongs clearly to the "second type" described for crurotarsan archosaurs by Witmer (1997: 16). Finally, the foramen on the medial surface of the maxilla (Fig. 4B) probably transmitted the maxillary nerve and associated vessels.

The form and relative position of osteological correlates in the antorbital region of *B. kupferzellensis* are entirely consistent with Witmer's (1995, 1997) hypotheses of the identity and arrangement of these soft-tissues in extinct crown-group archosaurs. The soft tissues associated with the opening between the premaxilla and maxilla of *B. kupferzellensis* and other rauisuchians is unclear (see Gower in review), but studies such as those by Witmer on the antorbital cavity suggest that this problem is solvable.

6.3. Cranial and mandibular kinesis

The preservation of the Kupferzell cranial material of *B. kupferzellensis* as disarticulated elements provides the opportunity to consider the possibility of cranial kinesis. Among extant archosaurs, the crania of living crocodilians are akinetic, while extensive kinesis is widespread among birds (e.g. Zusi 1993), where commonly streptostyly (pivoting of the quadrate about its articulation with the squamosal) is combined with the elevation and depression of the upper jaw about a craniofacial hinge (= prokinesis). Among living diapsids, cranial kinesis is widespread among lizards and snakes. For example, in lizards (see e.g. Arnold 1998 and references therein) streptostyly is often combined with a hinge-like frontal-parietal articulation (mesokinesis), a mobile braincase-parietal articulation (metakinesis), a mobile palate, and the absence of a bar closing the ventral border of the lower temporal fenestra.

Considerations of cranial kinesis among extinct suchian archosaurs have been rare, but Walker (1972, 1974, 1990) has discussed the possibility of kinesis in the skull of the crocodylomorph *Sphenosuchus acutus*. Walker proposed that there was a degree of streptostyly and an associated lifting and lowering of a snout segment about pivots between the nasals and frontals and maxillae and jugals. This movement was postulated to have occurred chiefly in the juvenile skull (not yet known for *S. acutus*) because moveable articulations occur between e.g. the quadrate and squamosal in the adult skull, but the realization of this kinetic potential is suppressed by the morphology of other articulations. It is clear that extensive kinesis was not possible in adult skulls of *Batrachotomus kupferzellensis*. There is no hinge between frontals and nasals, the bar forming the ventral border of the lower temporal fenestra is complete, and the probable presence of an elongate laterosphenoid would have precluded a significant braincase-parietal pivot. Satisfactory assessment of possibly more restricted cranial kinesis in *B. kupferzellensis* is difficult for several reasons. Unlike Walker's study of *S. acutus*, there is no complete single skull of *B. kupferzellensis* currently available and, while preservation is generally very good, information has been lost around the edges of several of the preserved elements – edges that would have increased the information that could be obtained on the details of articulations between elements. There is also ignorance about the soft tissues that were associated with inter-element articulations, and soft tissues are known to play an important part in dictating the amount and type of movement observed in crania of living diapsids (e.g. Arnold 1998). Palaeontologists might be tempted to over-interpret the significance of apparently loose articulations between elements in the absence of soft tissue data – even apparently mobile joints in the kinetic skulls of living diapsids are often not involved in cranial kinesis (e.g. Bühler *et al.* 1988).

The dorsal part of the dermatocranium of *B. kupferzellensis* forms what was probably a rigid structure. There is direct evidence that the frontal, prefrontal, and postfrontal were all firmly articulated. In neither SMNS 52970 nor 80260 has the frontal-parietal or frontal-nasal articulation survived intact, but it is clear that only a very minor amount of rocking or sliding, at most, may have been possible between these elements. As in *S. acutus* (Walker 1990), the head of the quadrate and associated squamosal concavity are smooth. This articulation potentially allowed some streptostyly, although a similar configuration is seen in basal archosaurs in which quadrate movement seems unlikely (e.g. pers. obs. of *Erythrosuchus africanus*). Possible impingements on this potential streptostyly in *B. kupferzellensis* are difficult to assess. The ventral limit of the squamosal and dorsal limit of the quadratojugal, together forming the posterior border of the lower temporal fenestra, are incomplete in all known specimens, but protraction of the quadrate would probably have been restricted or prevented by (even the little of what is known of) the ventral process of the squamosal. Very slight retraction or perhaps even some medial movement may have been possible. There is no indication that a small amount of sliding between quadrate and pterygoid was not possible and, while the anterior part of the palate is unknown, the articulation between ectopterygoid and jugal may also have permitted a small degree of pivoting. The quadrate-quadratojugal articulation does not give the appearance of being mobile because there are irregular ridges and grooves on the surface of both elements. This means that retraction of the quadrate (if it occurred) would have had to have been accompanied by sliding between quadratojugal and jugal (unlikely, but possible based on known morphology of these elements, although the quadratojugal-squamosal articulation is not yet known) or between jugal and maxilla + preorbital bar (even less likely).

The remaining region of the skull in which movement might have occurred is at the front of the snout. The loose articulation between premaxilla and maxilla may have allowed a restricted amount of rocking to occur in a sagittal plane, approximately around a point defined by the position of the premaxilla-maxilla opening (if the unknown premaxilla-nasal articulation permitted this). The morphology of the palatal processes of these two elements suggests that a small amount of associated sliding might have been possible. The presence of a moveable articulation between premaxilla and maxilla is supposed to be diagnostic for at least some subset of rauisuchians (e.g. BENTON 1986; BENTON & CLARK 1988; LONG & MURRY 1995), although the nature of the premaxilla-maxilla articulation has not yet been documented in sufficient detail for most taxa. Knowledge of the mandibular morphology of *B. kupferzellensis* is far from complete, particularly in the region where the anterior and posterior elements would have articulated, but there is no evidence for a significantly flexible intramandibular joint. The apparently restricted and simple symphysis would have perhaps allowed each ramus to move in a partially independently manner.

In conclusion, it would seem that significant cranial kinesis in *B. kupferzellensis* was absent, but that there may have been a restricted amount of probably passive movement of some elements, most notably some sagittal pivoting of the premaxillae. Streptostyly where the quadrate pivoted backwards about its articulation with the squamosal, in association with sliding between the quadratojugal (attached to the quadrate) and the jugal, seems unlikely and can be ruled out if future discoveries show the palatal or quadratojugal-squamosal articulations to be immobile. The possible function of these potential movements is not discussed here. As WALKER (1990) has proposed for *S. acutus*, potential movement between elements in the absence of significant cranial kinesis as a whole might be explained by a decrease in cranial kinesis through ontogeny, and this hypothesis can be tested when juveniles are discovered. To date, there is no evidence that extensive (particularly powered) cranial kinesis evolved within non-ornithodiran crown-group archosaurs.

6.4. Phylogeny

A satisfactory consideration of the precise phylogenetic position of *Batrachotomus kupferzellensis* is not yet possible. There is no stable framework for rauisuchian systematics (see introduction; Gower in review), detailed comparisons are often limited by the less perfect preservation of many of the other known rauisuchian taxa, and the braincase and postcranial material of *B. kupferzellensis* has yet to be described. Incomplete knowledge of the distribution of morphological features seen in rauisuchians, combined with the lack of a robust phylogeny, means that even where shared features are identified, it is not yet known whether many of these are plesio- or apomorphies. The focus in the following discussion is on cranial characters present in *B. kupferzellensis* that can be hypothesized to be derived for subsets of suchian archosaurs.

Some derived cranial characters are present in *B. kupferzellensis*, some other rauisuchians, and basal (i.e. at least sphenosuchian) crocodylomorphs. These include the overhanging lateral edge of the squamosal and postorbital at the dorsal end of the lateral temporal fenestra and – in association with this – a low, broad postorbital-squamosal bar. The overhanging of the squamosal was once thought to be diagnostic for crocodylomorphs (e.g. Bonaparte 1982; Benton & Clark 1988), but has been recognized recently to have a broader distribution (Parrish 1993). The less prominent lateral squamosal ridge in some basal phytosaurs (e.g. Long & Murry 1995) is possibly a homologous feature (Hungerbühler 1998, pers. comm.). Among their list of sphenosuchian synapomorphies, Sereno & Wild (1992) included some other features of the squamosal that are also seen in *B. kupferzellensis*, namely the ‘arcuate’ shape of the squamosal in dorsal view, and the development of a posterolateral rim bordering the upper temporal fossa. Also common to basal crocodylomorphs and at least some rauisuchians is the topography on the dorsal surface of the skull roof, namely a central depression on the nasals, a sagittal ridge on the frontals, and extensive fossae bordering the upper temporal fenestrae. An anterior extension of the upper temporal fossae has been interpreted as a dinosaurian synapomorphy that evolved independently in basal crocodylomorphs (Novas 1996: 730). The exact distribution of these cranial features and their phylogenetic informativeness is not yet clear but, taken at face value, they provide evidence for a clade of Crocodylomorpha + some rauisuchians. Recent improvement in the documentation of sphenosuchian osteology and multiple analyses of crocodylomorph phylogeny (e.g. Walker 1990; Sereno & Wild 1992; Wu & Chatterjee 1993) has advanced knowledge of the origins of the distinctive morphology seen in extant crocodilians, but a wider picture is obscured by the confusion surrounding the relationships of crocodylomorphs to other crurotarsan archosaurs, and the less than detailed existing documentations of the osteology of many of these taxa. The well-preserved Kupferzell material of *B. kupferzellensis* will be important not only in the resolution of rauisuchian ingroup relationships, but also in clarifying morphological evolution of crocodilian-line archosaurs – a neglected topic in comparison with the evolution of bird-line archosaurs, the other major clade in the archosaur crown-group.

A further set of cranial characters appears to be shared by a restricted group composed of *B. kupferzellensis* and various other rauisuchians. For example, a tongue-like medial process of the articular, a kinked postorbital bar, and a ‘Roman nose’ formed by an anteriorly-arched nasal. The lateral ridge on the descending process of the squamosal (Fig. 12) is an apparently derived feature shared (pers. obs.) with specimen UFRGS PVT 0156 referred to *Prestosuchus chiniquensis* by Barberena (1978). At least two further derived characters appear to be restricted (based on current documentations of rauisuchian morphology) to *B. kupferzellensis* and *Postosuchus kirkpatricki* (Chatterjee 1985; Long & Murry 1995; pers. obs.) – an extensive rugose ridge along the dorsolateral edge of the skull roof, and an articulation between premaxilla and maxilla that interlocks (as described above) around a premaxilla-maxilla opening. Again, these features might be found to have a wider distribution once better material and documentations for other rauisuchians become available. Confirmation that these two taxa belonged to a clade within (even a possibly non-monophyletic) Rauisuchia would be interesting. The Ladinian *B. kupferzellensis* is one of the older known rauisuchians while *P. kirkpatricki* is from Mid-Carnian to Norian rocks. Two cranial features in *B. kupferzellensis* represent potential autapomorphies within Rauisuchia – a naris larger than the antorbital fenestra (also occurs within Aetosauria), and a distinctive depression on the ventral end of the lateral surface of the postorbital (Fig. 11).

In addition to the unsatisfactory knowledge of rauisuchian morphology and relationships, further analytical challenges in the accurate estimation of suchian phylogeny lie in understanding the derived cranial morphology of one of the proximal outgroups (phytosaurs) and one of the major ingroups (aetosaurs) of uncertain affinity, and the disputed relationships of the Ornithosuchidae (Gower & Wilkinson 1996). Future numerical analyses of suchian and especially rauisuchian phylogeny will also need to tackle the important issues of character and taxon selection and missing data.

7. Acknowledgements

I thank Rupert Wild (SMNS) for entrusting me with the Stuttgart material of the Kupferzell rauisuchian, and for invaluable help during many visits to SMNS. Further local expertise, assistance, and helpful information was generously provided by Norbert Adorf, Hans Hagdorn, and Werner Kugler. For beneficial discourse, critical reviews, and a diversity of expertise I thank Michael Benton, Alan Charig, Donald Henderson, Axel Hungerbühler, Duncan Kennedy, Edio-Ernst Kischlat, Peter Miller, Michael Parrish, Oliver Rauhut, Rainer Schoch, Alick Walker, Erich Weber, Lawrence Witmer.

Study of comparative material was made possible and enjoyable with the help of Angela Milner (BMNH); Peter Wellnhofer (BSP); Michael Maisch (GPIT); Saswati Bandyopadhyay, Sanghamitra Roy, Tapan Roy-Chowdhury & Dhurjati Sengupta (ISI); Nor-Eddine Jalil (MNHN); Andrei Sennikov (PIN); Winand Brinkman (PIMUZ); Melissa Winans, Christopher Brochu, John Merck & Robin Balinsky (TMM); Sankar Chatterjee (TTU).

This paper stems from research carried out during tenure of a Royal Society European Exchange Fellowship in Tübingen, supported by my hosts Wolf-Ernst Reif and Frank Westphal, and the head of the Institut Volker Mosbrugger. I would also like to thank other Tübingen friends and colleagues who helped directly and indirectly with many aspects of this project.

8. Literature

Alcober, O. & Parrish, J. M. (1997): A new poposaurid from the Upper Triassic of Argentina. – J. Vert. Paleont., **17**: 548–556; Lawrence.

Arnold, E. N. (1998): Cranial kinesis in lizards. Variations, uses, and origins. – Evolutionary Biology, **30**: 323–357; New York.

Barberena, M. C. (1978): A huge thecodont skull from the Triassic of Brazil. – Pesquisas, **7**: 111–129; Porto Alegre.

Benton, M. J. (1984): Rauisuchians and the success of dinosaurs. – Nature, **310**: 101; London.

– (1986): The late Triassic reptile *Teratosaurus* – a rauisuchian, not a dinosaur. – Palaeontology, **29**: 293–301; London.

Benton, M. J. & Clark, J. M. (1988): Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. – In M. J. Benton (ed.): Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Vol. 1. Syst. Assoc. Spec. Vol., **35A**: 295–338; Oxford (Clarendon Press).

Benton, M. J. & Gower, D. J. (1997): Richard Owen's giant Triassic frogs: Middle Triassic archosaurs from England. – J. Vert. Paleont., **17**: 74–88; Lawrence.

Bonaparte, J. (1981): Rescripcion de «*Fasolasuchus tenax*» y su significado en la sistematica y evolucion de los Thecodontia. – Revist. Mus. Argent. Cienc. natur. Bernardino Rivadavia, **3**: 55–101; Buenos Aires.

– (1982): Classification of the Thecodontia. – Geobios, mémoire spécial, **6**: 99–112; Lyon.

Brunner, H. (1973): Stratigraphische und sedimentpetrographische Untersuchungen am Unteren Keuper (Lettenkeuper, Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Arb. Inst. Geol. Paläontol. Univ. Stuttgart, N. F. **70**: 1–85; Stuttgart.

– (1977): Zur Stratigraphie und Sedimentpetrographie des Unteren Keupers (Lettenkeuper, Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F. **59**: 169–193; Stuttgart.

– (1980): Zur Stratigraphie des Unteren Keupers (Lettenkeuper, Trias) im nordwestlichen Baden-Württemberg. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F. **62**: 207–216; Stuttgart.

Bühler, P., Martin, L. D. & Witmer, L. M. (1988): Cranial kinesis in the Late Cretaceous birds *Hesperornis* and *Parahesperornis*. – Auk, **105**: 111–122; Washington.

Charig, A. J. (1956): New Triassic archosaurs from Tanganyika, including *Mandasuchus* and *Teleocrater*. Unpublished PhD thesis; Cambridge (University of Cambridge).

Chatterjee, S. (1978): A primitive parasuchid (phytosaur) reptile from the Upper Triassic Maleri Formation of India. – Palaeontology, **21**: 83–127; London.

– (1982): Phylogeny and classification of thecodontian reptiles. – Nature, **295**: 317–320; London.

– (1985): *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs. – Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., **B 309**: 395–460; London.

Chatterjee, S. & Majumdar, P. K. (1987): *Tikisuchus romeri*, a new rauisuchid reptile from the late Triassic of India. – J. Paleont., **61**: 787–793; Tulsa.

Colbert, E. H. (1961): The Triassic reptile, *Poposaurus*. – Fieldiana Geol., **14**: 59–78; Chicago.

Dawley, R. M., Zawiskie, J. M. & Cosgriff, J. W. (1979): A rauisuchid thecodont from the Upper Triassic Popo Agie Formation of Wyoming. – J. Paleont., **53**: 1428–1431; Tulsa.

Døving, K. B. & Trotier, D. (1998): Structure and function of the vomeronasal organ. – J. experiment. Biol., **201**: 2913–2925; Cambridge.

Dutuit, J.-M. (1979): Un pseudosuchien du Trias continental Marocain. – Annales de Paléontologie (Vertébrés), **65**: 55–71; Paris.

Dyke, G. J. (1998): Does archosaur phylogeny hinge on the ankle joint? – J. Vert. Paleont., **18**: 558–562; Lawrence.

Galton, P. M. (1985): The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. Meyer, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaurs, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg. – Stuttgarter Beitr. Naturk., **B 116**: 1–29; Stuttgart.

Galton, P. M. & Walker, A. D. (1996): *Bromsgroveia* from the Middle Triassic of England, the earliest record of a poposaurid thecodontian reptile (Archosauria: Rauisuchia). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **201**: 303–325; Stuttgart.

GAUTHIER, J. A. (1986): Saurischian monophyly and the origin of birds. – Mem. California Acad. Sci., **8**: 1–55; San Francisco.

GOWER, D. J. (1997): The rauisuchian archosaurs, with emphasis on a new genus from the Middle Triassic of southwest Germany. – Abstr. 3rd World Congr. Herpetol.: 82–83; Prague.

– (in review): Rauisuchian archosaurs (Reptilia, Diapsida): an overview. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh.; Stuttgart.

GOWER, D. J. & SENNIKOV, A. G. (1997): *Sarmatosuchus* and the early history of the Archosauria. – J. Vert. Paleont., **17**: 60–73; Lawrence.

– & – (in press): Early Archosaurs from Russia. – In M. J. BENTON, E. N. KUROCHKIN, M. A. SHISHKIN, & D. M. UNWIN (eds.): The age of dinosaurs in Russia and Mongolia; New York (Cambridge University Press).

GOWER, D. J. & WILKINSON, M. (1996): Is there any consensus on basal archosaur phylogeny? – Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., **B 263**: 1399–1406; London.

HAGDORN, H. (in press): Unterkeuper (ku). – In H. BRUNNER (ed.): Erläuterungen zur geologischen Karte von Baden-Württemberg, Blatt 6724 Künzelsau; Stuttgart (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg).

HAGDORN, H. & SIMON, T. (1985): Geologie und Landschaft des Hohenloher Landes; Sigmaringen (Jan Thorbecke Verlag).

HUNGERBÜHLER, A. (1998): Cranial anatomy and diversity of the Norian phytosaurs from Southwest Germany. Unpublished Ph.D. thesis; Bristol (University of Bristol).

IORDANSKY, N. N. (1964): The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodilian skull. – Anat. Anz., **115**: 256–280; Jena.

– (1973): The skull of the Crocodilia. – In C. GANS & T. S. PARSONS (eds.): Biology of the Reptilia, 4: 201–262; London (Academic Press).

JUUL, L. (1994): The phylogeny of basal archosaurs. – Palaeont. Africana, **31**: 1–38; Pietermaritzburg.

KREBS, B. (1965): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XIX. *Ticinosuchus ferox*, nov. gen. nov. sp. Ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. – Schweizerische paläont. Abh., **81**: 1–140; Basel.

– (1973): Der Tarsus von *Rauisuchus* (Pseudosuchia, Mittel-Trias). – Mitt. Bayer. Staatssamml. paläont. hist. Geol., **13**: 95–101; München.

– (1974): Die Archosaurier. – Naturwissenschaften, **61**: 17–24; Berlin.

– (1976): Pseudosuchia. – In O. KUHN (ed.): Handbuch der Paläoherpetologie, **13**: 40–98; Stuttgart (G. Fischer).

LONG, R. A. & MURRY, P. A. (1995): Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. – Bull. New Mexico Mus. nat. Hist. Sci., **4**: v + 254pp; Albuquerque.

MEHL, M. G. (1915): *Poposaurus gracilis*, a new reptile from the Triassic of Wyoming. – J. Geology, **23**: 516–522; Chicago.

MUNDLOS, R. & WEGELE, J. G. (1978): Die Kupferzeller Sauriergrabung 14. März bis 3. Juli 1977. Ein Report. – Aufschluß, **29**: 13–19; Heidelberg.

MURRY, P. A. & LONG, R. A. (1996): A diminutive carnivorous aetosaur from the Upper Triassic of Howard County, Texas. – J. Vert. Paleontol., **16** (suppl. to no. 3): 55A; Lawrence.

NOVAS, F. E. (1996): Dinosaur monophyly. – J. Vert. Paleont., **16**: 723–741; Lawrence.

PARRISH, J. M. (1993): Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. – J. Vert. Paleont., **13**: 287–308; Lawrence.

PINNA, G. & ARDUINI, P. (1978): Un nuovo esemplare di *Ticinosuchus ferox* Krebs, rinvenuto nel Giacimento Triassico di Besano in Lombardia. – Natura, Soc. ital. Sci. nat., Mus. civ. Stor. natur. Acquar. civ. Milano., **69**: 73–80; Milano.

PARSONS, T. S. (1970): The nose and Jacobson‘s organ. – In C. GANS & T. S. PARSONS (eds.): Biology of the Reptilia, **2**: 99–191; London (Academic Press).

REIG, O. A. (1959): Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios del Triásico de Ischigualasto. – Revista de la Asociacion Geológica Argentina **13**: 257–270; Buenos Aires.

ROMER, A. S. (1971a): The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VIII. A fragmentary skull of a large thecodont, *Luperosuchus fractus*. – Breviora, **373**: 1–8; Cambridge/Mass.

– (1971b): The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI. Two new long-snouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. – Breviora, **379**: 1–22; Cambridge/Mass.

Schoch, R. R. (1997): A new capitosaur amphibian from the Lower Lettenkeuper (Triassic: Ladinian) of Kupferzell (Southern Germany). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **203**: 239–272; Stuttgart.

– (1999): Comparative osteology of *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger, 1928) from the Middle Triassic (Lettenkeuper: Longobardian) of Germany (Baden-Württemberg, Bayern, Thüringen). – Stuttgarter Beitr. Naturk., **B 278**: 1–175; Stuttgart.

Schoch, R. R. & Werneburg, R. (in press): The Triassic labyrinthodonts from Germany. – Zbl. Geol. Paläont.; Stuttgart.

Schultze, H.-P. (1981): Das Schädeldach eines ceratodontiden Lungenfisches aus der Trias Süddeutschlands (Dipnoi, Pisces). – Stuttgarter Beitr. Naturk., **B 70**: 1–31; Stuttgart.

Sereno, P. C. & Wild, R. (1992): *Procompsognathus*: theropod, “thecodont” or both?. – J. Vert. Paleont., **12**: 435–458; Lawrence.

Sill, W. D. (1974): The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the rauisuchid thecodonts. – Bull. Mus. comp. Zool., **146**: 317–362; Cambridge/Mass.

Urlichs, M. (1989): Zur Stratigraphie und Fossilführung des Lettenkeupers (Ob. Trias) bei Schwäbisch Hall (Baden-Württemberg). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver. N. F., **64**: 213–224; Stuttgart.

Walker, A. D. (1961): Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis, Dasygnathus* and their allies. – Phil. Trans. R. Soc. Lond., **B 244**: 103–204; London.

– (1964): Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of carnosaurs. – Phil. Trans. R. Soc. Lond., **B 248**: 53–134; London.

– (1990): A revision of *Sphenosuchus acutus* Haughton, a crocodylomorph reptile from the Elliot Formation (late Triassic or early Jurassic) of South Africa. – Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, **330**: 1–120; Cambridge.

Wild, R. (1978a): Die Saurier von Kupferzell-Bauersbach. Vorläufige Ergebnisse der Fossilgrabung beim Autobahnbau. – Jb. Württembergisch Franken, **62**: 181–196; Schwäbisch Hall.

– (1978b): Die Saurier von der Autobahn. Neue Funde im Hohenlohekreis. – Mineralien-Magazin, **2**: 4–5; Stuttgart.

– (1978c): Massengrab für Saurier. – Kosmos, **74**: 790–797; Stuttgart.

– (1979): Saurier kommen ans Licht. – Sielmanns Tierwelt, **3**: 38–45; Hamburg.

– (1980a): The fossil deposits of Kupferzell, Southwest Germany. – Mesozoic Vertebrate Life, **1**: 15–18; San Diego.

– (1980b): Die Saurierfunde von Kupferzell. – Schwäb. Heimat, **31**: 110–117; Stuttgart.

– (1981): Die Fossilfunde beim Autobahnbau bei Kupferzell. – Bl. schwäb. Albver., **86**: 48–51; Stuttgart.

Witmer, L. M. (1990): The craniofacial air sac system of Mesozoic birds (Aves). – Zool. J. Linn. Soc., **100**: 327–378; London.

– (1995): Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodilians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. – J. Morphol., **225**: 269–327; New York.

– (1997): The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. – J. Vert. Pal. Mem., **3**: 1–73; Lawrence.

Wroblewski, A. F.-J. (1997): Mixed assemblages and the birth of a chimera: an example from the Popo Agie Formation (Upper Triassic), Wyoming. – J. Vert. Paleontol., **17** (suppl. to no. 3): 86A; Lawrence.

Wu, X.-C. & Chatterjee, S. (1993): *Dibrothrosuchus elaphros*, a crocodylomorph from the Lower Jurassic of China and the phylogeny of the Sphenosuchia. – J. Vert. Paleont., **13**: 58–89; Lawrence.

Zusi, R. L. (1993): Patterns of diversity in the avian skull. – In J. Hanken & B. K. Hall (eds.): The skull, **2**: 391–437; Chicago and London (University of Chicago Press).

Addresses of the author:

David J. Gower, Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Tübingen, Sigwartstrasse 10, D-72076 Tübingen, Germany.
Department of Earth Sciences, University of Bristol, Queens Road, Bristol BS8 1RJ, UK.

Current address:

Department of Zoology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK. E-mail: D.Gower@nhm.ac.uk

9. Appendix I – current hypodigm of *Batrachotomus kupferzellensis*

Specimens from the 1977 Kupferzell excavation.

Cranial material has been catalogued under four separate numbers, because it represents a minimum of four individuals. The postcranial material represents a minimum of five individuals (indicated by the presence of five right ilia). Both the cranial and postcranial material falls into two clearly separable size classes. In only one instance has cranial and postcranial material been assigned to the same catalogue number (SMNS 52970), because it represents all of the larger size class material, and it was retrieved from a localized area within the deposit (R. Wild, pers. comm.).

9.1. Holotype

SMNS 52970

Disarticulated, but associated cranial and postcranial material from (probably) a single large individual (estimated skull length approximately 500 mm). No other archosaur material of this size was recovered from the 1977 Kupferzell excavation.

Right (Parrish 1993: fig. 8) and left premaxillae, right (Galton 1985: fig. 1B, C; Parrish 1993: fig. 8) and left (Wild 1979: photograph on p. 49) maxillae, nasals, frontals (+ partial postfrontals), parietals, squamosals, postorbitals, jugals, quadrates, dentaries, surangulars, articulars, right lacrimal, right prefrontal, left quadratojugal, left ectopterygoid, left prearticular. Five isolated teeth (Wild 1978a: 190, 1981: fig. 9). Three dorsal, a single sacral, and three caudal vertebrae. Single dorsal osteoderm. Right ilium (Galton 1985: fig. 1A). Right (proximal fragment only) and left femora, left tibia, left fibula.

9.2. Referred specimens

SMNS 80260

Disarticulated, but associated cranial material from a single individual smaller than the holotype (estimated skull length approximately 400 mm). While the cranial material of this size class recovered from the 1977 Kupferzell excavation represents a minimum of three individuals, and the postcranial material of a matching size a minimum of four individuals, almost all of the smaller cranial material has been catalogued under a single number. There is direct evidence that a substantial part of it must derive from a single individual. For example, exact articulations link the left parietal – left frontal + postfrontal – left nasal – right nasal (+ right lacrimal) – right maxilla, and other contacts at least do not rule out the possibility that they represent a single individual. Less confidence can be had in assigning the SMNS 80260 mandibular and palatal elements to the same individual, where identifying natural articulations is often not possible.

Both premaxillae, maxillae (left figured by Wild 1980b: fig. 7, Hagdorn & Simon 1985: fig. 62), nasals, lacrimals, left frontal (+ partial postfrontal), right postorbital, left jugal, prefrontals, parietals (anterior fragments only), squamosals, palatines, left ectopterygoid, pterygoids, quadrates (right figured by Wild 1978a: photograph p.191), braincase (lacking laterosphenoid and basiparasphenoid rostrum), left dentary, splenials, surangulars, articulars, left angular.

SMNS 80261

Heavily crushed occiput. This specimen shows a different preservation to all of the other 1977 Kupferzell rauisuchian material, in being articulated, heavily crushed, and with poorer surface preservation. It represents a similar-sized individual to SMNS 80260 and SMNS 80344. Its preservation suggests that it derives from a (minimum) third individual represented by cranial material, and this is confirmed by the presence of homologous pieces of pterygoid in SMNS 80260 and SMNS 80344.

SMNS 80344

Incomplete right pterygoid, catalogued separately because it cannot belong to the same individual as the right pterygoid referred to SMNS 80260 or 80261, despite being of a similar size.

SMNS 80268, left ilium and left and right ischia.
SMNS 80269, left and right ilia and pubes.
SMNS 80270, left and right ilia, pubes, and proximal ends of ischia.
SMNS 80271, left and right scapulae and coracoids (Parrish 1993: fig. 5c).
SMNS 80272, left and right ilia.
SMNS 80273, right ilium.
SMNS 80274, incomplete left and right scapulae.
SMNS 80275, right humerus, radius, and ulna.
SMNS 80276, right humerus (Wild 1978: photograph p.192).
SMNS 80277, fibula.
SMNS 80278, left femur (Wild 1978: photograph p.192).
SMNS 80279, left pubis.
SMNS 80280, articulated left and right ischia.
SMNS 80281, proximal end of right scapula.
SMNS 80282, distal end of right pubis.
SMNS 80283 – 80343 inclusive, vertebrae. All but two of these 61 catalogue numbers represents a single, disarticulated vertebra or significant vertebral fragment. Two of these numbers (SMNS 80310 and 80339) each represent two associated vertebrae. These mostly disassociated finds represent a minimum of two individuals (demonstrated by two axis elements – SMNS 80322, 80323). Establishing associations between individual vertebrae is generally not possible – partly because all of these specimens belong to individuals of approximately the same size (and preserved ilia of an approximately matching size indicate that at least four individuals could be represented).

The SMNS collections house additional, currently uncatalogued Kupferzell material that probably (e.g. isolated osteoderms, ribs, girdle fragments, haemal arches, tens of isolated teeth) or possibly (unidentified cranial and postcranial fragments) belong to *B. kupferzellensis*. Isolated and fragmentary SMNS archosaur material from other localities in the Lettenkeuper may also represent rauisuchians, but are here considered to be too poorly known to be diagnostic. More extensive material referrable to *Batrachotomus* has also been recovered from Lettenkeuper deposits at Vellberg-Eschenau, some 19 km southwest of the Kupferzell locality (W. Kugler, pers. comm.; R. Wild, pers. comm.).

10. Appendix II – abbreviations used in figures

a.	surface/facet for articulation with...
al	tooth alveolus
an	angular
aof	antorbital fenestra
aofo	antorbital fossa
ar	articular
as	ascending process of retroarticular region
bpt	basipterygoid process of the basisphenoid
cd	coronoid

ch	choana
co	condyle
cr	crest
d	depression
de	dentary
e	endocranial cavity
ec	ectopterygoid
en	external naris
enf	fossa bordering en
fodp	fossa for attachment of dorsal part of pterygoideus muscle
f	foramen
fr	frontal
g	groove
j	jugal
l	lacrimal
lmf	lateral mandibular fenestra
ls	laterosphenoid
ltf	lower temporal fenestra
m	medial, tongue-like process of retroarticular region
mc	meckelian canal
mx	maxilla
mxp	palatal process of maxilla
n	nasal
no	notch
o	orbit
oh	overhang of postorbital-squamosal bar at dorsal end of ltf
pa	parietal
pal	palatine
pf	postfrontal
pip	pila postchoanalis
pmx	premaxilla
po	postorbital
pp	paroccipital process of opisthotic
pr	prearticular
prf	prefrontal
prfp	prefrontal pillar/descending process
pt	pterygoid
q	quadrate
qf	quadrate foramen
qj	quadratojugal
r	ridge
rt	replacement tooth
ru	rugose ridge along dorsolateral edge of skull
s	midline symphyseal surface
sa	surangular
so	supraoccipital
sof	suborbital fenestra
sp	splenial
sq	squamosal
sqp	posterior process of squamosal
sr	sagittal ridge
tu	tubercle
utf	upper temporal fenestra
utfo	fossa bordering utf
v	vomer
?	uncertain identification

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

HECKMAN
BINDERY, INC.
Bound-To-Please®
JULY 01

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01455 5734